FR. OLTMANNS

# MORPHOLOGIE U. BIOLOGIE DER ALGEN

ZWEITE AUFLAGE

III. BAND




JENA, GUSTAV FISCHER




MBL/WHOI
0 0301 0013767 5



# MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER ALGEN

VON

DR. FRIEDRICH OLTMANNS

PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

ZWEITE, UMGEARBEITETE AUFLAGE

---

DRITTER BAND

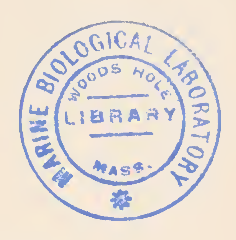
MORPHOLOGIE — FORTPFLANZUNG
DIE ERNÄHRUNG DER ALGEN — DER HAUSHALT DER GEWÄSSER — DIE LEBENSBEDINGUNGEN
VEGETATIONS-PERIODEN — DAS ZUSAMMENLEBEN

MIT 184 ABBILDUNGEN IM TEXT




JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.




# Vorwort zum dritten Bande.

Im vorliegenden dritten Bande meines Buches ist das Plankton weit ausführlicher behandelt als in der ersten Auflage. Ich entsprach damit dem Wunsche vieler Fachgenossen. Freilich war es gerade auf diesem Gebiete nicht ganz leicht, unter den heutigen Verhältnissen die gesamte Literatur in die Hand zu bekommen. Manches mußte unberücksichtigt bleiben; ich denke aber doch Wesentliches, nicht verpaßt zu haben. Von manchen Arbeiten fand ich zwar die Titel, aber die Schriften selber wurden nicht erreicht; ich habe sie in eckige Klammern [ ] gesetzt und im Literaturverzeichnis aufgeführt.

Herr Dr. Rawitscher hat bis zuletzt die Revision gelesen. Die Herren Dr. Overbeck und cand. rer. nat. Cunze haben das Register gemacht. Ihnen danke ich ebenso wie dem Herrn Verleger, der auch in dieser schweren Zeit nichts versäumt hat, was eine gute Ausstattung des Buches ermöglichte.

**Oltmanns.**



# Inhaltsverzeichnis.






# I. Morphologie.

## A. Die Zelle.

### a) Die Zellwand.

In keiner Abteilung des Pflanzenreiches ist, glaube ich, die Ausgestaltung der Zellwandung so mannigfaltig, wie bei den Algen. Insbesondere in denjenigen Gruppen unter ihnen, in welchen der Protoplast auf den Ausbau zahlreicher Kammern und damit auf Arbeitsteilung in den Geweben verzichtet, um nur in Einzelzellen zu leben, gestaltet er die Wandung seines Hauses so verschiedenartig, aber auch so charakteristisch, daß dieselbe in gewissen Fällen sogar als Merkmal für die Familien dienen kann. Ich brauche nur an die zweischaligen, bunt geformten Diatomeen und Desmidiaceen, an Conferven, Dicranochaete und vieles andere zu erinnern, um der Aufgabe überhoben zu sein, das alles noch einmal hier zu besprechen.

Im Gegensatz zu jenen „Zweischalern" bestehen, wie wir wissen, die Wände der meisten Protococcales, der Zygnemeen, Ulotrichaceen, Chaetophoreen, Siphoneen usw. aus einem Stück, und während man früher meist nur von zwei Wandungsschichten sprach, muß man heute wohl für die Mehrzahl der Fälle sagen, daß es sich um deren drei handle.

Die innerste Schicht, dem Plasma anliegend, ist meist ziemlich dick, sie besteht in zahlreichen Fällen aus Zellulose, auf ihr beruht die Blaufärbung, welche die Algenmembranen so häufig mit $J + H_2SO_4$ oder mit Chlorzinkjod geben. Nun folgt eine Zwischenschicht, welcher diese Reaktion in der Regel abgeht, Brand nennt sie bei Cladophora Schleimschicht, Kubart spricht bei Chantransia von einer Kutikularschicht und van Wisselingk glaubt, daß es sich bei Desmidiaceen um Pektineinlagerungen in Zellulose oder ähnliches handle. Zu äußerst wird dann fast überall eine dünne Kutikula angegeben, ohne daß damit immer gesagt sein soll, sie habe genau dieselbe Zusammensetzung wie bei den höheren Pflanzen. Aus Zellulose besteht sie jedenfalls nicht, sie färbt sich mit den bekannten Reagenzien braun. Auf der Kutikula sitzen dann vielfach die vielbesprochenen Schleim- und Gallertmassen.

Kotte erhielt im Gefolge von Plasmolyse bei Chaetomorpha, Florideen usw. starke Quellung der unter der Kutikula liegenden Wandmassen. Diese wird einerseits dadurch bedingt, daß der Druck des Zellinhaltes auf die Wand aufhört, andererseits auch durch die direkt quellende Wirkung der plasmolysierenden Medien.

Es häufen sich die Fälle, in welchen die Zellulose in den Wänden der Algen vermißt wird. Zumal bei den Siphoneen wiesen Famintzin, Correns u. a. darauf hin, neuerdings findet Mirande in den Wänden von Udotea, Halimeda, Chlorodesmis u. a. Kallose und Pektin zu gleichen Teilen, bei Codium weist er in der Hauptsache Pektin, daneben Kallose und etwas Zellulose nach, Caulerpa hat nach ihm reichlich Kallose, daneben Pektin, Pektin-

säure, Pektose. Für Conferva und Ophiocytium weist Bohlin an Stelle der Zellulose Pektinverbindungen nach, und auch Sauvageau gibt für Myrionema und Ectocarpus Pektin neben Zellulose an, wohl auf verschiedene Schichten der Membran verteilt.

Für die Diatomeen ist der Nachweis erbracht (**1**, 139), daß sich Pektin und Silikate durchdringen.

Man geht kaum fehl, wenn man sagt, daß überall eine Grundsubstanz vorliege, welche früher oder später mit einer oder mehreren Verbindungen durchsetzt wird. Wie die erstere, wechseln auch die letzteren in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen.

Das Gesagte gilt für Algen, die ihre Zellen höchstens zu monosiphonen Fäden vereinigen. Wo zahlreiche Elemente einen Gewebeverband eingehen, hat natürlich nur die äußerste epidermoide Lage eine mit der Kutikula höherer Pflanzen vergleichbare Lamelle, im Innern der Zellkomplexe tritt an deren Stelle die Mittellamelle, und wir haben besonders bei braunen und roten Algen hinreichend Gelegenheit gehabt, zu schildern, wie die Mittellamelle bald nur in Form einer dünnen Kittmasse, bald aber in Gestalt riesiger Gallertlagen in die Erscheinung tritt.

Bei solchen Algen, z. B. bei gewissen Laminarien (**2**, 165), reagieren die inneren Wandschichten nicht selten auf Zellulose, doch bleibt diese Reaktion auch bei gewissen Zellformen aus, wird sie doch bei den Siebröhren und Hyphen oft genug vermißt (*2*, 165). Pektine und ähnliche Substanzen begegnen uns dann überaus reichlich in den Schleim- bzw. Gallertmassen, welche die Gewebe so vieler Laminariaceen, Fucaceen, Florideen usw. auszeichnen, d. h. in den verquollenen Mittellamellen wie oben schon angedeutet. Kylin isolierte Fucin (s. a. van Wisselingk), Fucoidin und Algin (s. Hoagland und Lieb). Das alles sind die Kalksalze der entsprechenden Säuren. Algin und Fucin sind zweifellos Pektinstoffe. Die Mehrzahl dieser Verbindungen liefert durch Hydrolyse Pentosen oder verwandte Körper. Das gilt ebenso von den Carrageen-Schleimen wie auch von denen, welche Kylin aus den Ceramien, Furcellarien, Dumontien usw. isolierte.

Was Stanford, Haedicke, Bauer, Günther und Tollens, Muther, Davis u. a. in Händen hatten, waren vielleicht ähnliche Stoffe, sie harren jedoch weiterer Untersuchung. Mit älteren Forschern nennt Sauvageau die schleimigen Massen, welche aus Chondrus, Gigartina, Helminthochorton usw. durch Aufkochen zu gewinnen sind, Gelose. Sie bildet die Hauptmasse des Agar und vieler ähnlicher in der Technik verwendeten Substanzen, über welche ebenfalls Sauvageau zusammenfassend berichtet hat.

Ziemlich weitgehend vermißt man eine mikrochemische Prüfung. Einige Angaben aber finden sich bei van Wisselingk, Henckel, Kolkwitz und Sauvageau. Sie erhielten z. B. mit Jod allein Blaufärbung der Häute bei Cystoclonium, Laurencia, Gelidium u. a. Sauvageau spricht danach von der Anwesenheit eines Amyloids.

Wir kommen nun zu den Einlagerungen weiterer Substanzen in die Membranen.

Über die Siliziumeinschlüsse der Diatomeen wurde schon berichtet; hier kann noch hinzugefügt werden, daß vielleicht auch (nach Golenkin) die Wände von Pteromonas alata Kieselsäure oder ähnliches einlagern; andere Angaben in dieser Richtung sind mir nicht bekannt.

Eiseneinlagerungen sind lange (vgl. Hanstein) bekannt in der Akinetenmembran der Conferven (**1**, 31), und ebenso erwähnten wir schon die „Eisenstäbchen" usw. bei Penium u. a. (**1**, 109). Geringe Eisenmengen fand Molisch bei einigen Florideen, Cladophoren usw.

Am häufigsten aber erfolgt eine Inkrustation der Membranen durch Kalk. Davon haben wir schon in den Abschnitten über die Siphoneen, die Florideen, die Characeen, wie bei der Besprechung der Desmidiacee Oocardium berichtet und erinnern hier noch daran, daß Padina Pavonia, Vaucherien (Woronin), auch Chaetophora-Arten oft reichliche Mengen von Kalk führen, wie das für letztere Gattung Tilden geschildert hat.

Aus Band 1 ist der Leser auch darüber orientiert, daß fast jede Spezies der Siphonales und Siphonocladiales ihre spezifisch gebauten Kalkkrusten hat; ebenso kommen auch bei Florideen besondere Bildungen vor; ich erinnere nur an die Kalkprismen in den Konzeptakeln der Corallineen (2, 349) usw. Natürlich sind bei gewissen Siphoneen einheitliche, kaum strukturierte Kalküberzüge über die ganze Pflanze nicht ausgeschlossen, und solche sind auch wohl immer gegeben bei den Characeen usw.

Wechseln so die Inkrustationen von Art zu Art, so können sie auch an Individuen derselben Spezies variieren. Berthold hat darauf hingewiesen, daß stark beschattete Corallineen eine dünne, gut belichtete, eine dicke Kalkhülle haben. Ein gewisses Quantum Kalk wird aber von jenen Algen stets gebildet. Acetabularia freilich kann bei Wachstum im Schatten so gut wie völlig kalkfrei bleiben.

Nicht ausgeschlossen ist auch eine Entkalkung von Geweben, welche in gewissen Stufen erhebliche Einlagerungen aufweisen. So gibt Graf Solms (2, 349) an, daß die Konzeptakelwände der Corallineen zunächst reichlich Kalk führen, diesen aber später an ihrer Innenseite auflösen. Ohne einen solchen Prozeß ist auch die Entstehung von Seitenorganen usw. in gewissen Fällen eben so wenig denkbar, wie die Entstehung der Gelenke (2, 271).

Wir haben bislang einfach von Kalkeinlagerung gesprochen; darunter wird gewöhnlich $CaCO_3$ in Form des Kalkspates verstanden. Allein Meigen hat gezeigt, daß die Dinge nicht so einfach liegen. Er wies nach, daß man mit Hilfe von Kobaltnitratlösung sehr leicht den Arragonit vom Kalkspat unterscheiden kann und demonstrierte nun Arragonit bei Halimeda, Acetabularia, Cymopolia und Galaxaura, Kalkspat bei Lithophyllum, Lithothamnion und Corallina.

Neben $CaCO_3$ tritt $MgCO_3$ in wechselnder Menge auf. Die Beigabe des letzteren zum Kalk ist nach Clarke und Wheeler bei Halimeda nur gering, sie fanden in deren Asche 96% Kalk- und nur 1% Magnesiumkarbonat.

Anders die Corallineen; die Lithothamnien z. B. beherbergen ziemlich viel Magnesium. Koll. Meigen machte mich auf die Angaben von Högbom aufmerksam, nach welchen eine Lithothamnion-Art von Bermudas 82,4% $CaCO_3$ und 12,4% $MgCO_3$, eine andere von Java 72,0% $Ca\ CO_3$ und 3,8% $MgCO_3$ enthielt. Walter wie auch Clarke und Wheeler machen ähnliche Angaben. Vielleicht wäre in dieser Richtung noch manches Neue zu finden. Ich schließe das aus Leitgebs und Kohls Befunden an Acetabularia. Der erstgenannte Autor wies nach, daß die Inkrustation dieser Alge nicht allein durch $CaCO_3$, sondern auch durch Kalziumoxalat bedingt wird, und zwar ergibt sich als Regel, daß das Karbonat als äußerst feinkörnige Masse, das Oxalat in Form von Mikrokristallen auftritt. Das Oxalat nimmt die inneren, das Karbonat mehr die äußeren Regionen der Zellwand ein. Das Karbonat findet sich reichlicher am Stiel, das Oxalat bevorzugt den Schirm und kann in diesem gelegentlich (besonders bei jungen Pflänzchen) fast allein auftreten. Auch im einzelnen ergeben sich Differenzen, die Leitgeb schildert.

Die Kalkmassen werden ganz vorzugsweise in die verschleimten Teile der Membran eingelagert. Darauf macht besonders Church für Neomeris aufmerksam, und Graf Solms zeigt, wie bei Bornetella (1, 371) bestimmte

Regionen der Wand durch Quellen die Aufnahme des Kalkes vorbereiten. Auch andere Siphonales und Siphonocladiales würden genug der Beispiele bieten, nicht minder zeigt Oocardium analoges.

Bei den Florideen ist die Sache ganz ähnlich; dort wo der Schleim nicht so massenhaft auftritt, ist es dann die relativ dünne Mittellamelle, die zuerst verkalkt.

Ob bei den Characeen auch eine Schleimhülle den Kalk aufnimmt, ist mir nicht ganz klar, es scheint fast, als ob er in diesen und ähnlichen Fällen ziemlich „formlos“ auf der Oberfläche abgelagert werde.

Ganz allgemein darf man aber betonen, daß die Kalkinkrustationen nicht in den Gallertschichten Halt zu machen brauchen; sie dringen, wie Leitgeb z. B. für Acetabularia nachweist, auch zu den Zelluloselagen vor und durchsetzen diese mehr oder weniger breit. Dasselbe gilt für die Corallineen, doch ist hervorzuheben, daß wohl überall, solange die Zelle lebendig ist, eine unverkalkte Membranschicht, mag sie auch noch so dünn sein, übrig bleibt, welche die Kalkmassen vom Plasma trennt.

Wir haben bislang nur die Algen berücksichtigt, welche den Kalk und seine Beimengungen in einigermaßen gesetz- oder regelmäßiger Weise ablagern. Es gibt aber auch andere, welche das in sehr unregelmäßiger Form tun, derart, daß meistens ein ungeformtes oder höchst unregelmäßiges Gemenge von Kalk und Algen entsteht, welches zuweilen fest, häufig aber so weich ist, daß man es mit den Fingern zerreiben kann. Vielfach handelt es sich um Cyanophyceen, und gar nicht selten beherbergen die entstehenden Kalkmassen nicht eine, sondern mehrere Arten aus der letzterwähnten Gruppe, zu welchen sich dann noch Grünalgen hinzugesellen können. Das Ganze hat mehr den Charakter des Zufälligen; deshalb seien die Dinge hier nur kurz erwähnt, Kirchner und Schröter, Forel, Murray, Penhallow, Lapparent, Powell u. a. berichten über diese Dinge.

Von den drei erwähnten Schichten der Zellhaut ist die innere, an Masse weitaus überwiegende, häufig noch mit feineren Strukturen versehen. Konzentrische Schichtungen sind häufig bei den der Festigung dienenden Hyphen usw. Schichtungen anderer Art sind bei Confervaceen, Florideen, Siphonocladiales usw. nicht selten. Bei Cladophora werden diese durch zahlreiche Lamellen gebildet, deren jede doppelbrechend ist und wieder aus einer dichten und einer weichen Lage besteht (Correns). Durch Lösung oder Quellung der weichen Lagen kann eine Trennung der Lamellen herbeigeführt werden. Mit dieser Schichtung kombinieren sich weiter Streifungen, welche sichtbar werden, wenn man die Membranen von der Fläche beschaut.

Famintzin und Kuckuck erwähnen sie auch für Valonia, Murray und Boodle für Struvea, Correns hat sie an Cladophora, Chaetomorpha u. a. genauer untersucht. In den meisten Fällen erkennt man zwei Streifensysteme, die zueinander ungefähr senkrecht stehen. Die Neigung derselben zur Zellachse ist freilich bei verschiedenen Arten recht verschieden; in einigen Fällen ist sie 0° resp. 90°, d. h. es liegt eine einfache Längs- resp. Querstreifung vor, in anderen Fällen sind die Streifensysteme unter verschiedenen Winkeln gegen die Zellachse geneigt; sie verlaufen schräg. Seltener finden sich nach Correns drei Streifensysteme (z. B. bei Chamaedoris): eins längs, eins quer, eins unter 45° geneigt.

Diese Streifungen beruhen nun nicht, wie Correns wohl einwandfrei zeigte, auf den sonst vorkommenden Dichtigkeitsdifferenzen, sondern auf Faltungen der einzelnen Lamellen, welche die Wand aufbauen — sagen wir kurz: wellblechartige Schichten wurden so übereinander gelegt, daß die Wellen sich unter einem rechten Winkel kreuzen. Daraus ergibt sich,

daß jede Lamelle nur Streifen einer Art aufweisen kann. Correns hebt dann weiter hervor, daß die gewellten Schichten nicht aus vollkommen gleichartigem Material aufgebaut werden, sondern daß durch Behandlung mit Reagenzien (Chlorzinkjod usw.) in ihnen Streifen sichtbar zu machen sind, die den Wellungen ungefähr parallel laufen. Solche treten auch bei Nitellen besonders gut in die Erscheinung. Die Streifen kommen zustande dadurch, daß die Dichtigkeit oder gar die chemische Beschaffenheit der Membransubstanz in diesen Lamellen strichweise wechselt. Brands Angaben bezüglich der Cladophora weichen ein wenig vom obigen ab.

Doch nicht alle Zeichnung beruht auf Fältelung der Lamellen. Die Zellwand der Trentepohlien ist aus zahlreichen trichterförmigen Stücken aufgebaut und den Säumen der Trichter sind dann mehr oder weniger fest untereinander verbundene Leistchen aufgesetzt. Auf Leistenbildung beruht auch die Zeichnung der Closterium-Membranen (1, 109), auf Kammerung in der Regel diejenige der Diatomeen usw., das wurde schon in Bd. 1 geschildert.

Über Zapfen und Leisten, welche bei den Characeen wie auch bei den Vaucherien auf der Innenseite der Zellwand entspringen, berichtet neuerdings Votava, s. S. 13.

Wo Algenzellen in irgendeiner Form zu einem Verbande zusammenschließen, taucht wie bei den höheren Pflanzen die Frage auf, ob die lebenden Protoplasten benachbarter Elemente etwa durch Plasmodesmen verkettet seien. In der Hauptsache ist das der Fall.

Die Sache ist vielfach, besonders von Archer, Davis, Falkenberg, Gardiner, Gibson, Hick, Henckel, J. Klein, Kienitz-Gerloff, Kohl, Massee, Arthur Meyer, Moore und Strasburger diskutiert worden. Am übersichtlichsten dürfte Falkenberg die Dinge für die Florideen dargestellt haben, und was er für diese sagt, gilt auch in der Hauptsache für die übrigen Algengruppen.

Danach muß man, was wohl nicht immer geschehen ist, unterscheiden zwischen zarten Plasmafäden, welche in Mehrzahl die Schließhäute von normalen Tüpfeln durchsetzen, und relativ breiten Strängen, welche im Gefolge von Zellfusionierungen entstehen.

Im letzten Falle handelt es sich um Erscheinungen, welche den Schnallenbildungen der Pilze bis zum gewissen Grade ähnlich sind; benachbarte Zellen lösen ihre gemeinsame Wand auf und lassen die Plasmamassen zusammenfließen. Das ist z. B. bekannt für die Thalluszellen der Melobesien (Rosanoff) und vielleicht auch der Fall bei den breiten Plasmasträngen der Rhabdonia (Connolly), oder der Chantransia (Kubart) und in dieselbe Gruppe von Erscheinungen gehören auch die mannigfachen Fusionierungen, welche Zellen des Sporophyten der Florideen unter sich, wie auch mit dem Gametophyten eingehen.

Fusionierungen der erwähnten Art können an beliebigen Stellen der Zellwand Platz greifen, und es ist nicht ausgeschlossen, daß die Schließhäute von Tüpfeln fast ganz aufgelöst werden, um relativ derben Plasmasträngen Platz zu machen. Gerade die letztgenannten Erscheinungen sind aber an den Tüpfeln kaum so häufig, wie Hick, Davis u. a. annahmen.

Arthur Meyer, Falkenberg u. a. m. betonen ausdrücklich, daß bei grünen, braunen und roten Algen gewöhnlich reiche Plasmamassen in die Tüpfelkanäle beiderseits bis zur Schließhaut vordringen, und daß letztere dann ganz feine Poren führen, welche mit Plasma gefüllt sind. Direkt beobachtet hat Arthur Meyer das an Volvox (1, 226), und ebenso steht außer allem Zweifel, daß die Querwände der Siebzellen von Macrocystis (2, 162),

Nereocystis u. a. offene plasmaerfüllte Poren besitzen. Natürlich ist im letzteren Falle die ganze Querwand als „Schließhaut" aufzufassen. Ich stelle diese beiden Angaben voran, weil sie nirgends bestritten sind, bezweifle aber auch nicht die Angaben von Kohl über Phycopeltis, von Wille über die Siebzellen bei all den vielen Laminariaceen, Fucaceen, Florideen usw., ebenso auch nicht die von Henckel über Cystoclonium usw.

Sollten aber auch (was schon möglich ist) in manchem der letzterwähnten Fälle die Plasmafäden nicht mit absoluter Sicherheit gesehen sein, so muß man doch mit Falkenberg auf ihr Vorhandensein indirekt schließen. Die Schließhäute, resp. die ganzen in Frage kommenden Querwände, sind nämlich häufig (oder immer?) von anderer Zusammensetzung als die übrigen Teile der Zellwand; letztere sind ja stets quellbar, wie zur Genüge bekannt, erstere sind es kaum oder gar nicht. Darüber sind Angaben in der Literatur häufig, und die meisten Forscher, welche mit Algen gearbeitet haben, werden wissen, daß die Schließhäute sich mit mancherlei Farbstoffen unschwer sichtbar machen lassen. Dies alles hat seinen Grund darin, daß jene Häute kutikularisiert oder doch aus einer der Kutikula nicht sehr unähnlichen Substanz aufgebaut sind. Denn J. Klein wies wohl zuerst darauf hin, daß bei gewissen Rhodomeleen sich jene Membranstellen mit Jod und Schwefelsäure nicht blau, sondern nur gelbbraun färben, ohne sich wesentlich zu verändern, und Falkenberg konstatierte für Polysiphonia-Schließhäute Unlöslichkeit in Chromsäure.

Bestehen nach allem die Schließhäute aus minder durchlässiger Substanz, so sind, das schließt Falkenberg wohl richtig, Poren erforderlich, um den Stoffaustausch zu erleichtern. Die größere Festigkeit aber, welche den durchbohrten Teilen zweifellos vermöge ihrer Konstitution zukommt, hindert auch wieder eine Verengerung oder Verstopfung der Poren durch Druck irgendwelcher Art.

Mancher wird finden, das sei etwas zu weit gegangen, ich glaube aber noch auf etwas anderes hinweisen zu sollen: In nicht wenigen Arbeiten kehrt die Angabe wieder, daß die Schließhäute an ihren Rändern verdickt sind, und die so entstehenden Ringe sind oft unschwer nachweisbar. Das Ganze gleicht also einer durch einen Reif gespannten Lamelle. Das wird nichts Zufälliges sein.

Die perforierten Schließmembranen der Rhodomelaceen entstehen nach Falkenberg immer bei der Neubildung einer Zellwand und immer senkrecht zur Verbindungslinie zweier Schwesterkerne. Danach kann auch hier die Annahme gemacht werden, daß die bei der Mitose auftretenden Fasern zu den in Rede stehenden nahe Beziehungen aufweisen. Das gilt aber zweifellos nicht überall; wir erwähnten auf **2**, 162, daß in den sogenannten Siebplatten von Macrocystis die Poren sekundär gebildet werden.

Schon bei den Zygnemeen, manchen Protococcaceen und ähnlichen Algen, deren Zellen recht lose miteinander verbunden sind, dürften eigentliche Plasmaverbindungen kaum vorkommen; sie fehlen ganz selbstverständlich bei einzelligen Formen, aber sie werden bei diesen ersetzt durch Poren und Porenapparate der verschiedensten Art; dieserhalb erinnere ich an das, was bei den Dinoflagellaten, bei Diatomeen, Desmidiaceen usw. im 1. Bande dieses Buches gesagt wurde.

Jene Poren sind aber wieder, das wissen wir bereits speziell bei Desmidiaceen und Diatomeen, die Bildungsstätten für Schleimhüllen und Schleimfüße (**1**, 110). Doch scheint es mir nicht überflüssig, hier nochmals scharf zu betonen, daß zur Schleim- oder Gallertbildung Poren nicht unerläßlich sind. Trotz des Fehlens derselben bilden Ulotrichaceen, Chaeto-

phoraceen, Coleochaeten, Oedogonien, ferner die Zygnemeen, viele Protococcaceen, braune wie grüne Flagellaten und endlich fast alle Glieder der Volvox-Reihe Gallertmassen aus. Scheinbar strukturlos in vielen Fällen, zeigen diese Stäbchenanordnung bei den Zygnemeen, Ulothrix, manchen Chaetophoreen, Dictyosphaerium (1, 273) usw., Schalenform dagegen bei Schizochlamys (1, 244), Coelastrum (1, 274) usw.

Bei der Phaeophycee Compsonema findet Kuckuck zahlreiche Gallerttrichter, welche, ineinander geschachtelt, die Fäden umgeben; und so gehen die Berichte, fast ins Ungemessene variierend, weiter. Der Leser wird mir um so mehr erlassen, alles hier im Detail wiederzugeben, als ja schon im 1. und 2. Bande viel davon erzählt wurde. Zudem ist das Wichtigste leicht bei Klebs und Schröder, auch bei Lütkemüller und Senn nachzulesen. Ich bemerke nur, daß die Gallerthüllen usw. am lebenden Objekt am besten mit einer Tusche-Lösung oder -Emulsion sichtbar zu machen sind, und daß deren Strukturen nach Färbung mit Safranin, Fuchsin usw. oder nach Einlagerung von Niederschlägen erkannt werden können. Vorsicht ist freilich geboten, weil Quellungen oder Schrumpfungen der Gallertmassen durch Reagenzien nicht ganz leicht zu vermeiden sind.

Wie der Schleim bei denjenigen Algen entsteht, bei welchen Poren nicht nachweisbar sind, ist leider sehr wenig klar. Man wird zunächst geneigt sein, anzunehmen, daß die äußersten Membranschichten einfach ,,verquellen", allein Klebs hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Sache wohl nicht immer so einfach sei, man müsse auch hier an eine Ausscheidung durch die Membranen denken. Erwiesen freilich ist bislang in dieser Richtung kaum etwas.

Die Gallerthüllen können, das zeigte besonders Klebs, unter gewissen Umständen abgeworfen und auch erneuert werden. Was man darüber bei Konjugaten weiß, ist in 1, 111 gesagt. Die übrigen Gruppen sind kaum untersucht.

Das, was wir Schleim und Gallerte nannten, ist offenbar ein Sammelbegriff; die Sachen sind chemisch nicht immer gleich, und auch ökologisch funktionieren sie verschieden. Die Substanzen können, wie besonders Schröder auseinandersetzt und wie auch schon bei Besprechung der Diatomeen erwähnt wurde, verschiedene Dienste tun. Gallerte besorgt die Festheftung am Substrat und verkettet die Zellen untereinander nicht bloß durch Bildung der Bänder bei den Diatomeen, durch Herstellung von Schalen, Kappen usw. bei Dictyosphaerium, Coelastrum, von Schläuchen bei gewissen Diatomeen, sondern auch durch weniger scharf umschriebene Massen bei manchen Protococcaceen, Flagellaten usw. Die erwähnten Beispiele könnten noch durch zahlreiche andere aus beliebigen Algenfamilien vermehrt werden. Das scheint indes unnötig, dagegen darf wohl noch betont werden, daß die Gallertmassen nicht bloß Zellen und Fäden beliebig verketten, sondern sie auch häufig in bestimmter Lage festhalten. Ich erwähnte schon früher einmal, daß die radial ausstrahlenden Fäden in den Polstern der Chaetophoreen, Coleochaeten und analog gebauten Phaeosporeen eben durch die Gallerte in ihrer Lage (annähernd parallel zu den einfallenden Strahlen) festgehalten werden. Ähnliche Erwägungen lassen sich z. B. auch auf die verzweigten Thallome von Florideen ausdehnen, besonders auf solche wie Furcellaria (2, 260) und Nemalion (2, 256) die dem ,,Springbrunnentypus" angehören. Die Gallerte ist es, welche die radiären Rindenfäden gleichsam in einer fixen Lichtlage festhält. Bei Furcellaria ist sie so konsistent, daß eine Verschiebung der Elemente gegeneinander kaum möglich ist, bei Nemalion dagegen bedingt die weiche Beschaffenheit des Schleimes nicht bloß die Beweglichkeit

des ganzen Sprosses, indem sie eine gewisse Lagenveränderung der Fäden gegeneinander ermöglicht, sondern der Schleim führt diese auch bei Ruhelage des Ganzen in die normale Stellung zurück.

Was hier soeben für Furcellaria und Nemalion gesagt wurde, kann natürlich auch auf Ectocarpaceen wie Castagnea usw. angewandt werden und gilt mit geringen Änderungen wohl für Laminariaceen, Fucaceen und viele andere.

Stahl und Hunger schließen aus einigen Versuchen, daß die Gallerte, sobald sie einige Konsistenz hat, so z. B. bei Chaetophora-Polstern, bei Nitellen usw. einen Schutz gegen Tierfraß (Schnecken) abgebe, die nicht imstande seien, gleichsam Gummi zu kauen, und ferner vermuten sie, daß die Schleimmassen (ich erinnere an Draparnaldia, Batrachospermum usw.) die zarten Fäden vor mechanischer Verletzung schützen, falls sie im strömenden Wasser mit dem Substrat in unsanfte Berührung kommen. Ich meine, das müßte noch weiter geprüft werden.

Ziemlich sicher scheint mir, daß die Algen, welche nicht im Wasser, sondern nur auf feuchtem Substrat leben, in dem häufig massenhaft vorhandenen Schleim einen Schutz vor Austrocknung finden; er hält das Wasser relativ lange fest und saugt es rapide auf, wenn nach vorübergehendem Wassermangel erneute Benetzung eintritt. Das Verhalten des allbekannten Nostoc wiederholt sich z. B. an den erd- und felsbewohnenden Konjugaten.

Das würde eine Regelung der Wasser- resp. Stoffzufuhr bedeuten, und Goebel deutet an daß solche Funktion wohl auch dem Schleim an untergetauchten Wasserpflanzen zukommen möchte, der nicht alle Substanzen gleichmäßig durchlasse; was weiter zu prüfen wäre.

Schließlich sei noch daran erinnert, daß der Schleim bei Desmidiaceen ein Hilfsmittel für die Bewegung darstellt.

Entstehung und Wachstum der Algenmembran hier kurz zu besprechen, scheint mir erforderlich zu sein, weil die Algen im Kampf um die Apposition und die Intussuszeption eine nicht unwichtige Rolle gespielt haben. Wir halten uns zunächst an die nicht zellulären Siphonales und an zahlreiche andere Algen, welche ihre Zellen zu Fäden verketten.

An solchen Formen kann sich in den einzelnen Zellen oder Schläuchen ein einfaches Dickenwachstum der Membran ohne Vergrößerung des Zellvolumens abspielen, und Schmitz, Strasburger, Klebs u. a. zeigen, daß es sich hier überall um eine Anlagerung, gleichsam ein Ankleben neuer Lamellen an die alten handelt; dies ergibt sich aus dem Umstande, daß eventuell Fremdkörper mit „überkleistert“ werden, z. B. Plasmateile, Oxalatkristalle usw., in den Schläuchen von Codium mucronatum (Hurd) u. a. Besonders augenfällig ist auch die Einschließung der „Längsbalken“ von Caulerpa (**1**, 413).

Doch diese Fragen sind minder akut als die andere: Wie verhält sich die Wand beim Spitzenwachstum von Zellen resp. Schläuchen, was tut sie bei interkalaren Verlängerungen?

Die erste Frage dürfte durch Fig. 613, *1* beantwortet werden. Schmitz zeigte und Strasburger bestätigte, daß bei der Floridee Bornetia die älteren Membranschichten jeweils gesprengt werden, während die jungen sich in die Lücken einschieben; es sieht aus, als ob die jungen Lamellen unter Druck durch die älteren hindurchgeschoben würden. Der Prozeß wiederholt sich ins Endlose, und so schiebt sich die Spitze der Zelle immer weiter vor. Da die neuen Schichten innen unter einem relativ konstanten Winkel mit den alten verbunden werden, entstehen voreinander gesetzte Trichterstücke, und

wenn diese alle eine annähernd konstante Wanddicke haben, braucht es nicht zu einer Verdickung der Wand zu kommen.

Wir hätten die Historie von der Bornetia nicht so weit ausgesponnen, wenn nicht zahlreiche andere Algen dem Beispiel folgten. Noll hat durch geschickte Hervorrufung von Niederschlägen (Berliner Blau) in den Membranen von Caulerpa, Bryopsis usw. die zu einem gewissen Zeitpunkt vorhandenen Wandmassen gefärbt und dann beobachtet, wie die alten Lamellen von den jüngeren gesprengt und „durchwachsen" werden.

Klebs kommt auf etwas anderem Wege für Vaucheria zu demselben Resultat, und Zacharias demonstrierte Scheitelsprengungen an den Wurzelhaaren von Chara.

Im letzten Falle waren die Objekte vielleicht nicht ganz normal, es war offenbar eine zeitweilige Wachstumshemmung erfolgt, und Reinhardt schließt aus diesen, wie aus anderen Gründen, daß alle jene Sprengungen der Scheitelschichten ungewöhnliche Erscheinungen seien, die an den fraglichen Gewächsen durchaus nicht immer vorkommen müssen. Ich glaube,

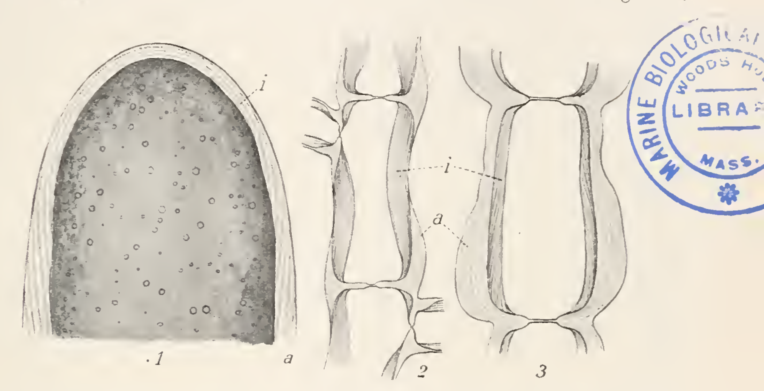




Fig. 613 n. Strasburger u. Berthold. *1* Scheitel der *Bornetia secundiflora.* *2* Gliederzellen des Achsenfadens von *Callithamnion thujoides.* *3* Dies. von *Antithamnion cruciatum.* *a* alte, *i* jüngere Membranschichten.

er geht damit zu weit. Die Bornetia z. B. wurde doch am normalen Standort mehrfach untersucht, immer mit demselben Erfolg.

Solche Sprengungen älterer Membranen sind aber durchaus nicht auf die Spitzen beschränkt, sie kehren auch in den Zellen wieder, welche sich in der Kontinuität der Fäden befinden. Berthold zeichnet hübsch (Fig. 613, *2*, *3*), wie bei Callithamnion sich neue Schichten an die alten anlegen und wie dann die letzteren gedehnt oder gar gesprengt werden. Dabei rücken die neuen Lamellen eventuell bis an die Oberfläche vor. Ähnliches gibt Schmitz (s. a. Brand) für Cladophora, Klebs für Zygnema an, und es ist gelegentlich nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß derartiges erfolgen muß. Die Fäden dicker Cladophoren, Chaetomorphen usw. sind häufig mit Cocconëis und ähnlichen Diatomeen besetzt, doch setzt die Diatomeendecke in der Mitte der Einzelzellen häufig aus — wohl nur deswegen, weil die jüngeren Membranteile noch nicht von Diatomeen okkupiert wurden.

Zeigt sich schon daran, daß die älteren Wandschichten minder wachstumsfähig sind, so kommt das auch noch in dem Abblättern älterer Partien

zum Ausdruck, das für Cladophoren, Valonien, Chrolepideen usw. mehrfach angegeben wird (Brand). Nichts wesentlich anderes ist es aber auch, wenn bei Oedogonium und Bulbochaete die alten Membranen mit dem bekannten Ring aufreißen, oder wenn bei Oedocladium die Äste durch einen besonderen Riß hervortreten, oder wenn bei Dictyosphaerium, Schizochlamys usw. die Schalen abgesprengt werden — überall „rechnet" die Natur mit mangelnder Wachstumsfähigkeit der älteren Teile, und das prägt auch den Conferven, Diatomeen usw. wesentlich mit den Stempel auf.

Aus Bertholds Beobachtungen an Callithamnion, aus den Angaben von Schmitz, Dippel und Brand bezüglich Cladophora ergibt sich: daß, wenn nicht überall, so doch häufig die jungen Membranlamellen jeweils einheitlich um die jung gebildeten Zellen herumlaufen. Dieses ist nach Dippel auch der Fall bei den Ulothrix-Arten und besonders evident tritt das bei den Palmellen der Chlamydomonaden (1, 214) und den Gallertkolonien der Mesotaenien (1, 83) in die Erscheinung; aber in all den letzterwähnten Fällen wird die Sprengung der älteren Membranpartien sehr weit hinausgeschoben, und Correns weist besonders darauf hin, daß in solchen Fällen genau entgegengesetzt zu Cladophora und Callithamnion ein mehr oder weniger lang andauerndes Wachstum der älteren Membranen erfolgen müsse, obwohl diese vom Plasma der Tochterzellen weit entfernt und mit jenen ohne nachweisbaren Konnex sind.

Dasselbe gilt wohl in noch höherem Maße für die Gallertmassen, welche die Wandung der ganzen Apiocystiskolonie (1, 245) ausmachen. Sie stehen mit den grünen Zellen in keinerlei nachweisbarem Konnex, und eine Sprengung erfolgt erst sehr spät.

Nach dem Gesagten scheint mir kein Zweifel darüber, daß bei zahlreichen Algen eine Anlagerung neuer Wände und Wandlamellen an die älteren statthabe; in dem einen Falle (Bornetia, Callithamnion, Cladophora usw.) erweist sich die alte Wand unzureichend wachstumsfähig, und infolgedessen wird sie mehr oder weniger zeitig durch die jüngeren Teile gesprengt, in anderen Fällen aber (Protococcales, Konjugaten, Tetrasporeen usw. Ulothrix?), wächst auch sie erheblich mit und folgt mehr oder weniger ausgiebig dem Wachstum der eingeschlossenen Zellen.

Steht dies fest, so erhebt sich die andere Frage: wie wachsen die jungen inneren, wie die alten äußeren Schichten? Während man früher den Turgor eine erhebliche Rolle bei diesen Vorgängen spielen ließ, haben Klebs, Pfeffer u. a. gezeigt, daß ihm eine solche durchaus nicht immer zukommt. Membranen können ohne ihn aktiv wachsen, und so ist es nicht ausgeschlossen, daß die zunächst einmal angelagerten Lamellen sich später selbständig in die Fläche vergrößern. Das hat schon Schmitz angedeutet, und Correns hat es besonders betont; speziell führt er die Fältelungen in den Lamellen, von welchen wir S. 4 berichteten, auf ein aktives Wachstum derselben zurück; das ist plausibel, und noch wahrscheinlicher ist er im Recht mit dem Nachweise, daß die Gallerthüllen der Apiocystis, der „eingeschachtelten" Konjugaten, Protococcales usw. selbttätig weiter wachsen. Eine andere Erklärung ist eben überall dort kaum möglich, wo jene Hüllen sich nicht mehr im Kontakt mit lebenden Zellen befinden.

Welchen Begriff man dann mit den Worten „aktiv" oder „selbsttätig" verbinden soll, das wird jeder für sich etwas anders beantworten. Ich persönlich würde zunächst an die Intussuszeption im Sinne Nägelis denken, nicht aber an Wiesners Hypothese vom lebenden Plasma, das in jeder Membran vorhanden sein soll; auch Reinhardts Annahme, daß zarte Plasmafäden die Mizellen der Membran mit dem Zelleibe verbinden, will mir noch

nicht ganz einleuchten. Es ist aber hier auch nicht der Ort, das alles zu diskutieren. Ich verweise auf PFEFFERS Physiologie und auf die dort zitierten Schriften.

Betonen darf ich wohl noch, daß fast alle Membranfragen an einzelligen oder Fadenalgen studiert sind, daß dagegen das Membranwachstum an den Einzelzellen der größeren Tange bislang kaum untersucht worden ist.

Natürlich hat man auch die Frage diskutiert, wie sich die erste Anlage der neuen Membranlamellen gestaltet, und SCHMITZ ist der Meinung, daß sich die jeweils äußerste Hyaloplasmaschicht allmählich in Zellulose umwandle. Das ist für viele Fälle wahrscheinlich, in anderen dürfte es sich eher um eine Ausscheidung von Zellulose aus dem Plasma handeln. Darauf einzugehen, scheint mir unter Hinweis auf SCHMITZ und STRASBURGER nicht erforderlich zu sein. Ebenso kann ich nur auf die Versuche von KLEBS hindeuten. in welchen auch plasmolysierte Zelleiber von Zygnema u. a. oft in mehreren Schichten Membranen bildeten.

Die Entstehung der Teilungswände wurde bereits im 1. und 2. Band bei den einzelnen Familien behandelt. Bei Flagellaten, Diatomeen, Konjugaten und zahllosen Chlorophyceen konnten wir sukzedane, diaphragmenartige Bildung der neuen Membranen verfolgen, wobei bald völlige Unabhängigkeit des ganzen Vorganges von den Kernteilungen (Siphoneen), bald aber auch mehr oder weniger nahe Beziehungen zu denselben (Konjugaten, Diatomeen) zu verzeichnen waren. Bei Rhodophyceen und Phaeophyceen ist eine simultane Entwicklung der Teilungswand zweifellos die Regel. Beziehungen zur Mitose des Kernes sind ferner unverkennbar bei den Rhodomeleen (**2**, 310), sie fehlen ebensowenig bei den Phaeophyceen, doch wird z. B. bei Dictyota (MOTTIER) und Sphacelaria (SWINGLE) die neue Wand nicht direkt unter Vermittelung von Kernplatte und Spindelfasern aufgebaut, sondern letztere (ohnehin nicht immer gut entwickelt) schwinden und dann sammelt sich in der Mitte zwischen zwei Schwesterkernen eine dichtschaumige Masse, welche die zu teilende Zelle quer durchsetzt. Erst in dieser wird die junge Wand ausgeschieden.

Weiteres findet sich bei STRASBURGER BERTHOLD u. a.

Erschöpft ist die Frage nach dem Wachstum der Algenmembranen mit dem Obigen nicht; besonders wurden hier die Häute der Diatomeen, Konjugaten, Peridineen nicht berücksichtigt. Das Wesentliche über diese enthält bereits der 1. Band. Wir erinnern daran, daß SCHÜTT in diesen Gruppen vieles durch das extramembranöse Plasma erklären wollte. KARSTEN hat aber wohl mit Recht für viele Fälle starke Zweifel an dem Erscheinen dieses deus ex machina geäußert. Immerhin, vorhanden sind solche Bildungen, und wenn das der Fall, üben sie auch ihre Wirkung z. B. bei der Gossleriella aus (**1**, 186).

Da die neuen Schalen noch in der Mutterzelle entstehen, kann das Plasma auf beiden Seiten der jüngeren Panzerhälfte zur Mitwirkung herangezogen werden, dasselbe gilt vielleicht für die Desmidiaceen, bei welchen die jungen Membranhälften ihre Ausbildung erst innerhalb einer provisorischen ,,Blase" erfahren.

An solche Fälle reihen sich dann die Zygoten der Konjugaten und die Auxosporen der Diatomeen. Speziell für Spirotaenia hat ja BERTHOLD gezeigt, daß um die Zygoten herum noch eine Periplasmamasse übrig bleibt, welche auf die ursprünglich glatte Zygotenmembran sukzessive die zu Waben vereinigten Leisten aufsetzt, die wir in **1**, 86 wiedergeben.

Völlig geklärt sind aber auch diese Fälle nicht.

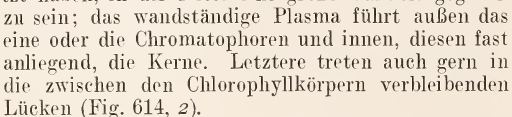
## b) Der Zellinhalt.

### 1. Das Protoplasma.

Bislang hat niemand nachgewiesen, daß die lebende Substanz der Algenzelle anders zusammengesetzt sei, als die der höheren Pflanzen, und ich glaube, der Leser wird einen solchen Nachweis vor der Hand kaum erwarten.

Auch die Anordnung des Plasmas und seiner Organe bietet in den Zellen, welche das Normalmaß nicht überschreiten, keine Besonderheiten. Die Chromatophoren liegen naturgemäß peripher, der Kern nimmt, an Plasmafäden aufgehängt, die Mitte ein, oder ist einseitig dem Plasmawandbelag eingebettet, man denke nur an die Volvocales, Konjugaten, sowie an Ulotrichales, Oedogonien und viele andere.

Die Situation ändert sich dort ein wenig, wo die Zellen ungewöhnliche Größen erreichen; da pflegt, wie wir für Siphonales und Siphonocladiales so oft auseinandergesetzt haben, in der Mitte eine große Vakuole gegeben zu sein; das wandständige Plasma führt außen das eine oder die Chromatophoren und innen, diesen fast anliegend, die Kerne. Letztere treten auch gern in die zwischen den Chlorophyllkörpern verbleibenden Lücken (Fig. 614, *2*).



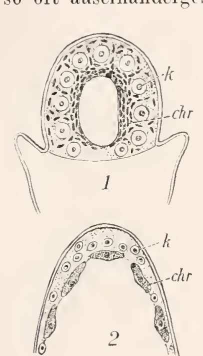



Fig. 614 n. Berthold. *1* Scheitelzelle von *Griffithia barbata*. *2* Scheitel von *Bryopsis plumosa*. *k* Kerne, *chr* Chromatophoren.

Diese Lagerung der Plasmaeinschlüsse nennt Berthold die normale. Er zeigt aber, daß das Plasma auch eine „inverse" Schichtung besitzen kann; eine solche demonstriert er u. a. in den Scheiteln der Siphoneen usw. Hier sammelt sich (Fig. 614, *2*) reichlich körniges Plasma, und in diesem treten dann die Kerne nach außen, die Chromatophoren nach innen. Das kann auch sonst vorkommen, ist z. B. leicht ersichtlich aus Fig. 614, *1*, die eine Scheitelzelle von Griffithia darstellt.

Besonders häufig sind solche Inversionen bei Bildung der geschlechtlichen wie ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen; ich erinnere an Vaucheria, Halosphaera, Hydrodictyon, Ectocarpus usw.

Fast selbstverständlich ist es, daß dem Plasma der Algen nicht die übliche Differenzierung in die Hautschichten und das Körnerplasma fehlt. Mit Strasburger kann man dann eventuell unterscheiden das Kinoplasma und das Trophoplasma. Unter ersterem werden die glashellen Massen verstanden, welche die Hautschichten ausmachen, welche außerdem die hyalinen Strahlen aufbauen, die von den Zentrosomen ausgehen usw. Über die Verwendung des Kinoplasmas bei der Bildung von Fortpflanzungszellen wird später berichtet. Das Trophoplasma ist die körnige oder schaumig-wabige Masse, welche z. B. bei den Sphacelarien, Tilopteriden usw. so ungemein auffallend hervortritt; sie würde nach Strasburger nur Ernährungszwecken dienen und nur als solche in die Fortpflanzungszellen eingehen.

Natürlich ist das Algenplasma überall beweglich; wenn das nicht immer direkt konstatiert wurde, so liegt das wohl einerseits an der geringen Geschwindigkeit der Bewegung, andererseits an dem Umstande, daß man nicht darauf geachtet hat.

Chifflot und Gautier glauben außerdem noch eine Art Brownscher Bewegung an den Körnchen des Zytoplasma nachweisen zu können.

Plasmaströmungen sind häufig wahrgenommen an Konjugaten, z. B. weiß man, daß sowohl im Wandplasma als auch in den Aufhängefäden des Kernes bei Spirogyra Bewegungen Platz greifen, die eventuell leicht an den mitgeführten Kriställchen erkennbar sind, und noch häufiger fast ist die Rede gewesen von Plasmaströmung bei Desmidiaceen; speziell bei Closterium haben schon Nägeli und de Bary, später Schumann, Wills, Alfr. Fischer davon berichtet. Die Hauptsache erwähnten wir schon in **1**, 120 und wir fügen noch unter Hinweis auf Schumann und Wills hinzu, daß im Wandbelag Längsstreifen sichtbar sind, in welchen das Plasma sich bald in der einen, bald in der anderen Richtung bewegt, diese Längsströme setzen sich bis an die kristallführenden Endvakuolen fort, umkreisen auch diese und bringen deren Inhalt in Bewegung.

Nicht minder häufig sind Bewegungen des Plasmas bei den Siphoneen. Noll schildert z. B., wie an den Wänden der Bryopsis sich das Plasma bewegt und wie die Ortsveränderung auch die Massen in der Scheitelkuppe mit ergreift. Es werden dort Protoplasma und Kerne ständig zu- und abgeführt.

Diese Bewegung ist nicht übermäßig rasch, schneller ist diejenige in den Plasmasträngen der Caulerpa, die Janse beschrieb; sie wird, wie Noll betont, auch den plasmatischen Scheitelkuppen mitgeteilt.

Am häufigsten diskutiert ist die Ortsveränderung des Plasmas bei den Characeen. Wir wissen, daß eine Hautschicht, welche auch die Chromatophoren einschließt, in jeder Zelle relativ unbeweglich bleibt, daß nur die inneren Plasmateile rasche Bewegung ausführen.

In allen längeren Zellen stellt ein lang schraubig verlaufender heller Streifen (Indifferenzstreifen) die Grenze zwischen den auf- und absteigenden Strömungen dar. Er verdankt sein Dasein einer von der Zellwand nach innen vorspringenden Leiste, die aus Zellulose besteht (Votava). Diese dürfte die Plasmaströmungen beiderseits eindämmen. Die strömende Plasmamasse ist in jüngeren Zellen dicker, in älteren Zellen (z. B. Internodien) dünner, in den letzteren auch häufig ungleichmäßig verteilt, wie besonders Nägeli zeigte. Auch die Stromgeschwindigkeit wechselt in verschiedenen Regionen der einzelnen Zellen. Al. Braun zeigte nun, nachdem schon Agardh, Göppert, Cohn und viele andere in dieser Richtung gearbeitet, daß in den Knotenzellen im allgemeinen eine Querströmung statthat, während sich in den Internodien von Sprossen und Blättern eine Längsströmung abspielt.

Letztere ist aber gesetzmäßig geregelt, In den Internodien ist die Strömung abhängig von der Stellung der Blätter, welche jedes derselben an seinem Oberende führt. Der aufsteigende Strom ist unter dem in jedem Quirl ältesten Blatt, der absteigende unter dem jeweils jüngsten Seitenorgan zu finden. Da die ältesten Blätter der aufeinander folgenden Blattquirle (**1**, 440) nicht vertikal übereinander stehen, sondern immer gleichsinnig um einen bestimmten Winkel gegeneinander verschoben sind, muß das gleiche mit den Strömungen der Fall sein. Die Indifferenzstreifen beschreiben danach sehr steile Schraubenwindungen um die Längsachse.

In den Blättern findet sich der aufsteigende Strom auf der Rücken-(Außen-)Seite, der absteigende auf der Bauch-(Innen-)Seite. Dasselbe gilt für die Rindenlappen der Charen.

Die Dinge weiter auszuspinnen, hat kaum Zweck; da Al. Braun vor langen Zeiten der Berliner Akademie einen zweistündigen Vortrag über die Sache gehalten, verweise ich auf diesen. Dort finden sich auch reichliche Literaturangaben; aus diesen sei daran erinnert, daß Bonaventura

Corti die Plasmaströmung im Jahre 1774 zuerst beobachtete, und daß Christ. Lud. Treviranus sie 1806 nochmals beschrieb.

Man kann noch fragen, welche Bedeutung jene Ströme und vor allem deren konstante Richtung haben mögen. Hörmann weist darauf hin, daß die Plasmabewegung in diesem Falle wohl der Ernährung dienen könnte, indem sie Stoffe transportiert und an geeigneter Stelle ablädt. Die Strömungen der benachbarten Zellen würden sich dann gleichsam in die Hand arbeiten. Das ist plausibel; den ziemlich weit ausgesponnenen Hypothesen Hörmanns im einzelnen zu folgen, ist mir aber nicht möglich.

Die Charen mit ihren Strömungen sind, weil sie sich leicht kultivieren und leicht beschaffen lassen, ungemein beliebte Versuchsobjekte geworden, an denen zahlreiche „Strömungsfragen" studiert wurden. Es ist nicht meine Absicht, diese Dinge hier zu besprechen, die weit mehr in das Gebiet der allgemeinen Physiologie als das der ‚Algologie' gehören. Bei Pfeffer, Hörmann, Ewart, Lauterbach u. a. sind sie behandelt. Ich weise nur auf eins hin, was für die Ökologie der Charen nicht unwesentlich ist. Nachdem schon unvollkommene ältere Versuche gemacht waren, hat Kühne, dann Ewart gezeigt, daß die Characeen mindestens einige Wochen des Sauerstoffes entraten können. Auch in anaërobiontischer Lebensweise behalten sie die Fähigkeit der Plasmabewegung (s. unten).

## 2. Die Zellkerne.

Über die Kerne der Algenzellen ist man gründlich zuerst durch Schmitz belehrt wurden. Was wir heute bezüglich der Ein- resp. Vielzahl von Kernen als selbstverständlich ansehen, geht auf jenen Autor zurück.

Einkernig sind allgemein die kleinen Zellen, welche uns von den Flagellaten an aufwärts einzeln oder in Fadenverbänden begegnen, z. B. bei den Konjugaten, Volvocinen, Ulotrichales usw.; einkernig sind auch die meisten kleineren Fadenzellen bei den Phaeophyceen und Florideen. Doch sobald die Zellen eine gewisse Größe ein wenig überschreiten, werden sie mehrkernig. Z. B. habe ich die langgestreckten Zellen des Zentralkörpers bei Fucaceen häufig vielkernig gesehen (le Touzé bestreitet das freilich), und ebenso gibt Barber an, daß die mittleren Zellen von Sacorrhiza mehrere Kerne führen. Die Erscheinung wird schon bei anderen Laminariaceen wiederkehren. Bei Florideen ist es ganz ähnlich. Schmitz wies besonders darauf hin, daß gewisse Callithamnien durchweg einkernig sind, daß aber viele andere Arten derselben Gattung in den Zellen der letzten Auszweigungen zwar nur einen Kern führen, in den Zellen der Stämme und Hauptäste aber deren mehrere. Man kann sich davon z. B. bei Callithamnion corymbosum leicht überzeugen. Neuerdings betonten ähnliches Lewis für Griffithia, Svedelius für Martensia usw. Einer bestimmten Zellgröße dürfte jeweils eine annähernd bestimmte Kernzahl entsprechen.

Auch bei vielkernigen Florideen pflegen die Fortpflanzungszellen, wie auch die Äste, welche sie tragen, einkernig zu sein, dagegen treten vielkernige Zellen auch bei sonst einkernigen Formen häufig in der Nachbarschaft der Ei- und Auxillarzellen resp. bei Entwicklung des Sporophyten in die Erscheinung, und zwar verdanken sie nicht bloß einer Fusionierung von mehreren Zellen ihr Dasein, sondern auch einer wiederholten Teilung in nicht fusionierten Zellen, so z. B. bei Chylocladia (2, 426).

Berühmter freilich als die vielkernigen Braun- und Rotalgen sind die gleichnamigen Chlorophyceen, nämlich alle Siphonocladiales und Siphonales, von welchen schon im 1. Band so viel berichtet wurde, daß hier nichts mehr

zu sagen übrig bleibt; nur sei daran erinnert: nicht bloß die Gattungen grüner Algen, welche wir in die eben genannten Gruppen vereinigten, sind vielkernig, sondern außerdem Hydrodictyon, Protosiphon und Botrydium. Schmitz hat nun schon betont, daß die Zahl der Kerne für die Systematik der Florideen nicht verwendbar sei, ich gehe weiter und glaube, daß ganz allgemein die Zahl der Kerne eine Funktion der Zellgröße, nicht aber ein Ausdruck für die Verwandtschaft ist — auch nicht bei den grünen Algen. Selbst wenn man Botrydium und Protosiphon noch zu den Siphoneen zählen wollte, wäre das für Hydrodictyon doch wohl ganz unmöglich.

Im Gegensatz zu vielkernigen haben wir in **1**, 194 von kernlosen Zellen bei Konjugaten berichtet.

Wie das Plasma der Algenzellen, so weichen auch deren Kerne vielfach weder in der Zusammensetzung noch in der Teilung von denjenigen der Samenpflanzen, Farne usw. ab. Das gilt für viele Ulotrichales, z. B. Oedogonium (Klebahn), Coleochaete (Allen), für Siphonales wie Codium, Valonia (Fairchild) und Vaucheria (Kurssanow), für Cladophora zum Teil (Němec, Carter), für Charen (Johow, Kaiser, Debski); ferner für Phaeophyceen (Mottier, Williams, Excoyez, Yamanouchi, Kylin), endlich für Rhodophyceen wie Polysiphonia (Yamanouchi), Delesseria (Svedelius) u. a.

Bei allen diesen Formen ist das Chromatin (Nuklein) in dem peripher gelegenen Kerngerüst verteilt, inmitten des Kerns liegt der Nukleolus, der nicht aus Nuklein besteht. Er spielt bei den Mitosen keinerlei Rolle, entschwindet vielmehr zeitweilig der Beobachtung. Die Chromosomen gehen aus dem im Gerüst liegenden Nuklein hervor. Der Behandlung von Einzelheiten sind wir hier überhoben, denn ein richtiges Verständnis dieser Vorgänge kann nur durch vergleichende Betrachtung der Kerne aus dem Pflanzen- und dem Tierreich gewonnen werden, wie sie ja von zahlreichen bekannten Forschern durchgeführt ist; ich verweise auf die Zusammenstellungen von Tischler, Küster, Brüel und von Neuenstein, welche die weitere Literatur angeben.

Etwas anders aber liegen die Dinge bei nicht wenigen Konjugaten, Protococcales, Volvocales, bei Sphaeroplea (Golenkin), bei Siphoneen, bei Florideen wie Griffithia (Lewis), Nemalion (Wolfe) und zum Teil auch bei Delesseria (Svedelius). Schon lange war den Beobachtern klar geworden, daß der Nukleolus bzw. das, was man bei diesen Algen so nennt, etwas anderes sein müsse, als bei den früher erwähnten Formen. Aus den zahlreichen Arbeiten über den Typus dieser Gruppe, welche neuerdings durch eine weitere von van Wisselingk ergänzt wurden, nämlich über Spirogyra, wissen wir (**1**, 92), daß der sogenannte Nukleolus, sagen wir einmal mit den Zoologen der Binnenkörper, erhebliche Mengen von Chromatin (Nuklein) enthält. Tröndle glaubt auch den mikrochemischen Nachweis dafür erbracht zu haben, Czurda freilich bezweifelt das.

Seiner Zusammensetzung gemäß färbt sich der Binnenkörper leicht und stark mit fast allen Färbemitteln; im Gegensatz dazu ist der breite Hof, welcher ihn umgibt, nur schwer zu färben; er enthält kein oder nur wenig Chromatin, statt dessen werden Lininfäden usw. sichtbar, welche den zentralen Körper mit der oft derben Kernmembran verbinden.

Bei der Teilung solcher Kerne gehen die Chromosomen — das ist nicht verwunderlich — alle oder zum großen Teil aus dem Binnenkörper hervor. Verschiedene Forscher, z. B. Berghs, betonen nun aber, daß nicht der ganze Pseudonukleolus für die Bildung der Chromosomen aufgebraucht werde; es bleibt ein Rest übrig, der den eigentlichen Nukleolus darstellt.

Demnach ist der Binnenkörper der Spirogyra aufgebaut aus dem echten Nukleolus und den Chromatinmassen, die diesen umhüllen oder auch durchsetzen. Zu dieser Auffassung gelangt auch SVEDELIUS, er betont besonders scharf, daß Nukleolus und Chromatin dauernd als gesonderte Elemente bestehen bleiben, es findet höchstens ein Austausch gelöster Stoffe statt. SVEDELIUS sah nämlich bei Delesseria im ruhenden Kern den Nukleolus scharf geschieden vom Chromatin, das im Kerngerüst verteilt ist. Auf gewissen Stadien der Prophase (Synapsis) aber rücken die Chromosomen gegen das Kernkörperchen vor und dringen in dieses ein, um sich später freilich wieder zu trennen. Auch bei der Rekonstruktion der Tochterkerne dringen die Chromatinmassen nochmals gegen den Nukleolus vor oder treten gar in ihn ein — wiederum nur für eine gewisse Zeit. Ganz ähnlich liegen die Dinge nach NEUENSTEIN bei Microspora.

Was hier und in anderen Fällen vorübergehend geschieht, ist bei den Kernen des Spirogyra-Typus ein lang andauernder Zustand, der nur während der Teilung aufgehoben wird. Nach KURSSANOW ist der Binnenkörper bei Zygnema ein echter Nukleolus, das Chromatin ist im wesentlichen im Gerüst verteilt, ersterer beteiligt sich an der Mitose nicht, diese verläuft fast wie bei höheren Pflanzen. Haben nun zwei unverkennbar nahe verwandte Pflanzen solche Verschiedenheiten im Verhalten der Kerne aufzuweisen, so wird man sich billig fragen, ob diese Differenzen wirklich oder nur scheinbar groß sind. Ich glaube, das letztere trifft zu; die Kerne von Spirogyra stellen das eine, diejenigen von Polysiphonia wie auch von den höheren Pflanzen, das andere Extrem dar. Die eine Pflanze schiebt alles Chromatin in den Binnenkörper (Chromatin-Nukleolus) hinein, ohne daß dieser mit dem ersteren eine wirkliche Verbindung eingeht, die andere legt es im Kerngerüst nieder und verschont damit den Nukleolus ganz. Dazwischen gibt es alle Übergänge. Man kann sich vorstellen, daß bald die eine, bald die andere Region des Kerns mehr Chromatin erhält. So hat schon SCHMITZ die Dinge aufgefaßt und hat sich auch fast wörtlich so ausgedrückt. SCHUSSNIG machte darauf aufmerksam, nachdem die Ausführungen von SCHMITZ kaum genügend beachtet waren — sie stehen freilich auch in seinem Buch über die Chromatophoren.

Die beiden Kerntypen kommen im gleichen Verwandtschaftskreise nebeneinander vor — man vergleiche nur das oben bezüglich der Konjugaten oder der Florideen Gesagte. Dieser Wechsel ist, zumal bei den Protisten, außerordentlich häufig, wie das aus den Angaben von HARTMANN, DOFLEIN u. a. hervorgeht, das mag dort nachgelesen werden; ich erwähne nur eine Angabe des letzteren, die lehrreich ist: Polytomella hat nicht die Spur von Chromatin in dem Binnenkörper, Ochromas dagegen bildet seine Chromosomen wohl zum Teil aus diesem.

Wechseln die Dinge bei nahe verwandten Formen, so werden diese Strukturen kaum verwendbar sein, um daraus in den Fällen, in welchen sie umstritten ist, auf gemeinsame Abstammung zu schließen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß in anderen Fällen der Kernbau nicht doch Auskunft über Verwandtschaftsbeziehungen geben könne. Obgleich z. B. der Kern der Peridineen in seinem Aussehen nicht unerheblich wechselt (ENTZ), ist er, wie auch derjenige der Diatomeen so charakteristisch, daß er fast mit Sicherheit diese Gruppen anzeigt; und auch bei den Flagellaten ist aus dem Kernbau mancherlei zu erschließen, wie besonders HARTMANN, SCHUSSNIG u. a. dartun. Wir müssen auf sie verweisen. Für die Algen hat NEUENSTEIN die Frage behandelt.

Im allgemeinen wird der Nukleolus als ein Organ des Kernes betrachtet und eben deshalb wird so viel von ihm geredet. Das wäre nicht in dem Um-

fange nötig, wenn es sich nur um stickstoffhaltige Reservesubstanzen handelte, wie Arthur Meyer meint. Je nach dem Ernährungszustand der Zelle würden diese gespeichert oder verbraucht. Das ist kaum erwiesen, aber man könnte daraus leicht begreifen, weshalb z. B. bei Cladophora der Nukleolus bald sichtbar ist, bald nicht. Auch sonst wird gar nicht so selten erwähnt, daß der Nukleolus eine Vergrößerung erfahre, daß er in Stücke zerfalle, die sich durch den Kern verteilen usw. Schiller hat neuerdings bei Antithamnion solchen Zerfall der Nukleolen besonders studiert; leider hat er keine Mitosen gefunden, und so weiß er nicht lückenlos von dem Schicksal jener Teilstücke zu berichten. Die Sache schließt sich aber an das über die Charenkerne (Johne) Bekannte an. Die Veränderungen des Nukleolus werden in mehr als einem Fall zur Außenwelt in Beziehung gebracht.

Die Kernteilungen vollziehen sich vielfach in der Nacht. Das wird zunächst für Euglenen, Ceratien und Haematococcus berichtet. Nach Reichenow beginnt die Vermehrung 4—5 Stunden nach Einbruch der Dunkelheit, im Sommer also um Mitternacht, im November aber bereits um 9 Uhr. Es kommt hier, wenn auch nicht immer ganz gleichmäßig, eine Lichtwirkung zum Vorschein, die Karsten besonders scharf bei den Spirogyren nachwies.

Die Tatsache, daß Spirogyra, Zygnema u. a. sich nachts teilen, ist lange bekannt. In Karstens Versuchen war das an normalen Fäden natürlich auch der Fall. Bei dauernder Belichtung teilen sich die Zellen nicht, wird tags verdunkelt und nachts künstlich belichtet, so paßt sich die Alge den neuen Verhältnissen an, doch bedarf es einer Spanne von mehreren Tagen, um die Neueinstellung zu einer endgültigen zu machen. Freilich kommen hierbei Abweichungen zum Vorschein, die mir noch nicht ganz geklärt zu sein scheinen. Manches erinnert unverkennbar an die Nyctinastien. Die Desmidiaceen sind, soweit sie untersucht wurden, wie auch die Mesotaenien, nicht so präzis auf die Nachtzeiten eingestellt. Lutmann, Kauffmann, Karsten berichten übereinstimmend, daß zwar das Maximum der Teilungen in die Nachtzeiten falle, daß sie aber auch über Tag keineswegs selten sind. Cosmarium Botrytis hat nachts 1 Uhr 50%, mittags 1 Uhr 5% der Teilungen aufzuweisen, Closterium moniliferum zeigt auch ein Minimum über Mittag, ein Maximum um Mitternacht, aber die Unterschiede zwischen den beiden Kardinalpunkten sind keineswegs so groß wie bei Cosmarium. Bei Karsten finden sich weitere Angaben, auch darüber wie Kern- und Zellteilungen ineinander greifen.

In den vielkernigen Zellen, z. B. der Cladophora, würden sich nach Němec, Strasburger u. a. die Kerne regellos teilen, Kurssanow aber sagt, daß in jungen, stark wachsenden Zellen nahe der Spitze alle Mitosen gleichzeitig vonstatten gehen. Nach dem gleichen Forscher findet man in den Schläuchen der Vaucheria bestimmte Zonen, welche alle Kerne gleichzeitig in Teilung eintreten lassen, andere benachbarte Zonen finden sich während derselben Zeit in Ruhe.

Die Mitose braucht bei ein und derselben Pflanze nicht immer genau nach demselben Schema zu verlaufen. Namentlich bei den Spirogyren haben Nathansohn, van Wisselingk, Gerassimoff u. a. gezeigt, daß man durch Einwirkungen von außen, durch Temperaturänderungen, chemische Einwirkungen usw. abweichende Teilungsbilder erhält. Diese gleichen einer Amitose weitgehend, aber es ist doch wohl richtiger, sie mit van Wisselingk u. a. als modifizierte Mitosen aufzufassen. Auch die etwas abweichenden Teilungsfiguren der Valonia (Schmitz, Fairchild) sind gewiß nur solche. Schmitz zeigte, daß die etwas ungewöhnlichen Mitosen der letztgenannten

Alge auf gewisse Regionen der Blase verteilt seien. FAIRCHILD bestreitet das. Wäre die erste Angabe richtig, so würde das wohl einen Übergang zur Chara bedeuten. Bei dieser (**1**, 447) unterliegt es keinem Zweifel, daß sich die Kerne in den wachsenden Spitzen und in den Knoten mitotisch teilen, während diejenigen der Internodialzellen typische Amitose aufweisen dürften (JOHOW, DEBSKI, KAISER).

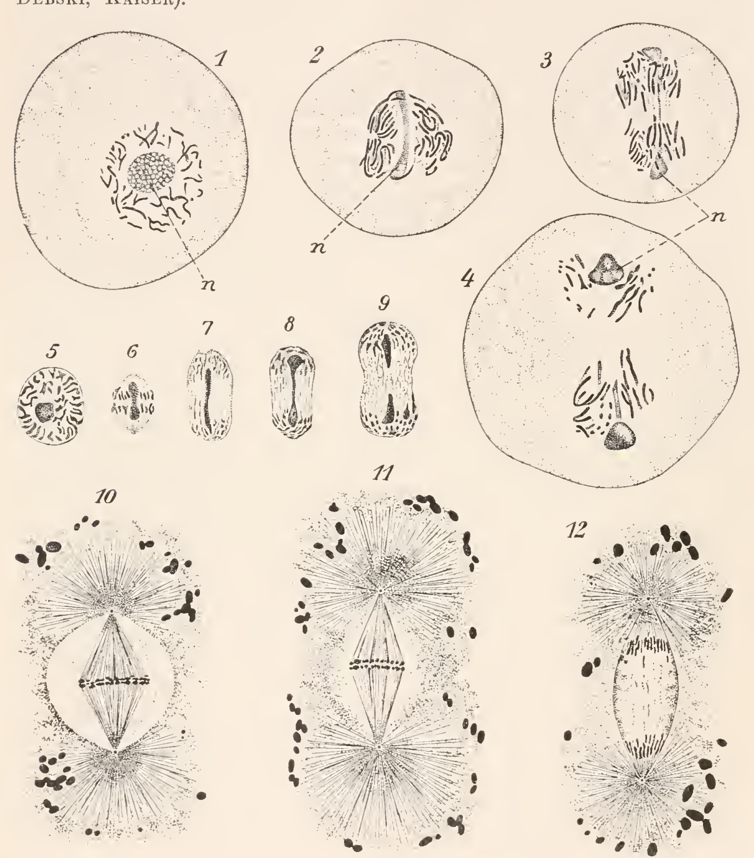



Fig. 615. Kernteilungen. *1—4 Euglena viridis* n. TSCHENZOW. *5—9 Cladophora.* n. NĚMEC. *10—12 Fucus* n. YAMANOUCHI. n. Nucleolus.

### 3. Centrosomen und Spindeln.

Bei vielen Braunalgen haben MOTTIER, SWINGLE, WILLIAMS, STRASBURGER, YAMANOUCHI u. a. Centrosomen nachgewiesen. Diese liegen außerhalb des Kerns und treten bei der Spindelbildung in genau der gleichen Weise an die Pole derselben, wie das so häufig für die verschiedensten Organismen beschrieben ist; Fig. 615, *10—12* gibt das wieder. Material für die Bil-

dung der Kernspindel liefern sie wohl nicht. Abweichend hiervon verhalten sich die Diatomeen. Bei ihnen liegt das Centrosoma auch außerhalb des Kerns (1, 156), es teilt sich bei Beginn der Mitose und zwischen den Tochtercentrosomen spannen sich Fasern aus, welche die Zentralspindel darstellen, denn dieses ganze Gebilde wird nun in den Kern, der sich bereits auflockerte, hineingeschoben und nimmt an der Mitose den üblichen Anteil. Das leitet hinüber zu Cladophora. Němec beschreibt (Fig. 615, *5—9*) bei dieser Alge im Kern einen „Hauptnukleolus" und mehrere Nebennukleolen. Letztere gehen bei der Teilung zugrunde bzw. entschwinden der Beobachtung, ersterer aber rückt (Fig. 615, *6*) in die Kernspindel ein und zerschnürt sich (Fig. 615, *7—9*). Seine Hälften wandern mit den Chromosomen an die Pole und werden bei der Rekonstruktion in den Kern eingeschlossen. Noch lange bleibt ein dünner Verbindungsfaden bestehen (Fig. 615, *8, 9*), er wird erst spät zerrissen. Mag die Entstehung der Kernspindel bei Cladophora im einzelnen noch unklar sein, soviel ist sicher, sie wird unabhängig vom Hauptnukleolus gebildet. Ähnliche Vorgänge sind bei den Algen bislang nur in geringem Umfange beschrieben; van Wisselingk bildet für Closterium einen Binnenkörper ab, der sich streckt und durchschnürt wie der „Hauptnukleolus" von Cladophora.

Bei den Flagellaten dagegen sind solche Bilder häufig. Wie ähnlich sie den Cladophoren sein können, zeigt Fig. 615, *1—4*; sie ist der Arbeit von Tschenzow über Euglena entnommen, die Keuten schon früher untersucht hatte. Auch hier wird der zentrale Teil des Kerns in ganz ähnlicher Weise zerschnürt wie bei Cladophora. Auch sonst finden sich, zumal in den Schriften Hartmanns und seiner Schüler, der Beispiele genug.

Bei Euglena wurde eine Kernspindel nicht mehr wahrgenommen. In diesem Punkt herrscht entweder noch Unklarheit oder es bestehen zwischen den Cladophoren und Euglenen wie auch zwischen anderen Formen Differenzen, die noch weiter zu prüfen sind. Manche Forscher behaupten, das Nukleocentrosoma sei ein „Stemmkörper", der die Chromosomen auseinander treibe, andere bestreiten das. Und völlig unklar wird für mich wenigstens die Sache, wenn man die Beschreibungen liest, welche Doflein von den Kernteilungen der Polytomella gibt. Hier werden die Binnenkörper zu Kernspindeln, welche aber doch auf gewissen Stufen eine auffallende Hantelform zeigen. Nehme ich dazu die Angaben von Kühn und von Schuckmann, nach welchen bei Trypanosoma mutmaßlich das ganze Chromatin in den zentralen Hanteln bei der Kernteilung sitzt, so komme ich auch hier zu dem Schluß, daß nur eine vergleichende und umfassende Untersuchung, welche auch die Mikrochemie nicht vernachlässigt, endgültigen Aufschluß geben kann.

Die Centrosomen wurden bei manchen Algen, z. B. bei den Charen vermißt; es ist nicht zu ersehen, ob sie tatsächlich fehlen oder ob sie im Kern versteckt sind.

## 4. Chromatophoren.

### *a*) Form und Vermehrung.

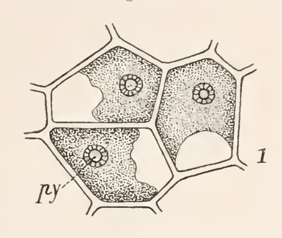
Die relativ einfachsten Chromatophoren unter den Algen finden wir bei Ulothrix, Ulva u. a. Hier bildet der Chloroplast eine vierseitige Platte mit mehr oder weniger gerundeten Ecken. Diese liegt gewöhnlich bei Ulothrix der Wand parallel, bildet demnach einen mehr oder weniger vollständig zusammengebogenen Hohlzylinder. Ist die gebogene Platte relativ kurz, so resultiert das Bild eines grünen Bandes, das die Zelle ungefähr in der Mitte umzieht (Fig. 191, 1, 289).

Gewinnt es auch vielfach den Eindruck, als ob das Chromatophor der Zellwand direkt anliege, so braucht doch kaum betont zu werden, daß, wie in allen Pflanzenzellen, Plasma die Chlorophyllplatte allseitig einschließt.

In der Mitte der gekrümmten Platte erscheint häufig ein Pyrenoid, nicht selten jedoch gesellen sich einige weitere seitlich liegende hinzu.

Liegt die Chlorophyllplatte bei Ulothrix häufig genau äquatorial, so wird sie bei Ulva und deren Verwandten auf die eine, nach auswärts gekehrte Wandfläche verschoben (Fig. 616, *1*).

Die Chloroplasten der Coleochaete-Zellen (Fig. 211, **1**, 320) und zahlreicher Chaetophoraceen weichen von den eben beschriebenen nur durch etwas unregelmäßigere Umrisse ab, führen aber hinüber zu Formen, die wir bei Draparnaldia treffen. Auch hier nimmt ein grünes Band den Äquator der trommelförmigen Zelle ein, dieses aber ist nicht mehr ganzrandig, sondern nach oben und unten mit Zacken der mannigfaltigsten Art versehen (Fig. 616, *2*), ja es werden Durchlöcherungen sichtbar, so daß in älteren Zellen ein gitterförmiges Aussehen des ganzen Chloroplasten zustande kommt.



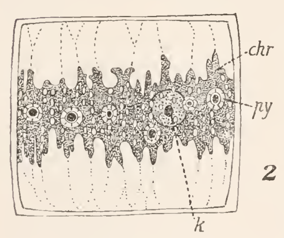




Fig. 616 n. SCHIMPER u. SCHMITZ. *1* Einige Zellen von *Ulva »bullosa«*. *2* Gliederzelle des Fadens von *Draparnaldia glomerata*. *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor, *k* Kern.

Das führt hinüber zu Oedogonium (Fig. 617, *1*), bei welchem die Zerschlitzung des Farbstoffträgers fast ins Extrem getrieben ist; wir finden zahlreiche Längsstreifen, die kaum noch zusammenhängen.

Netzchromatophoren dieser oder ähnlicher Art sind nun — zumal bei großzelligen Algen — durchaus keine Seltenheit; wir finden sie z. B. bei Cladophora-Arten (Fig. 617, *2*). Enge und weite Maschen, derbe und dünne Stränge wechseln hier scheinbar regellos miteinander ab. Pyrenoide liegen durch das ganze Maschenwerk zerstreut, bevorzugen aber die Knotenpunkte desselben.

Die geschilderten Chloroplasten sind alle in dem oben angegebenen Sinne wandständig, doch gibt es Cladophora-Arten (SCHMITZ, CARTER), bei welchen von den parietalen Netzen reichlich Fortsätze gegen die Mitte entsandt werden, so daß eine Durchsetzung des Plasmas mit grünen Balken resultiert. Ähnliches finden wir bei Hydrodictyon. Wir sahen ja schon (**1**, 279), daß bei guter Ernährung mehrere Netzzylinder ineinander geschachtelt werden und sich dann durch Querbalken verbinden.

Nun existieren Cladophora-Arten, welche ihre Chromatophoren zerstückeln. Dieselben haben meistens in den jugendlichen Zellen Netzchromatophoren, und solche bleiben auch gelegentlich, wenn Hemmungen eintreten, erhalten; meistens aber zerfallen sie beim Heranwachsen der Zellen (durch Zerschnürung) in zahlreiche Stücke. Diese letzteren aber dürften ihre Zusammengehörigkeit dadurch bekunden, daß nicht alle, sondern nur einige von ihnen Pyrenoide führen (SCHMITZ).

Ähnliche Erscheinungen kehren wieder bei Hydrodictyon africanum (**1**, 279), bei Anadyomene, bei Blastophysa (Fig. 618) und wohl auch noch bei anderen Gattungen.

In diesen Fällen scheint mir eine Herleitung der Stücke von den Netzchromatophoren unerläßlich zu sein, und weiterhin glaube ich, daß die letzteren auf einfache Platten zurückgehen; dafür sprechen die Chromatophoren von Stigeoclonium und außerdem die Angaben ARTARIS über Hydrodictyon, die wir in 1, 279 wiedergaben. Dieser Autor beschreibt direkt, wie das Chromatophorennetz der fraglichen Alge aus einer einfachen Platte hervorgeht.

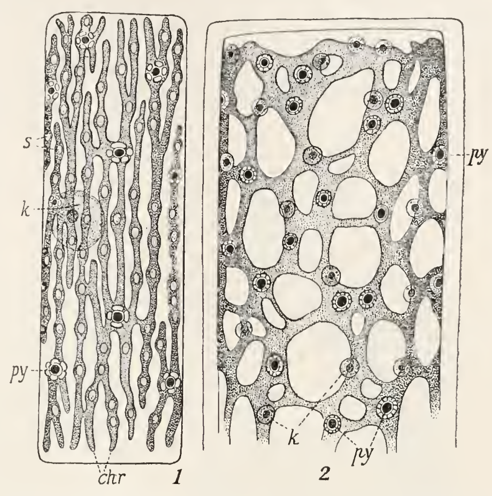


Fig. 617 n. SCHMITZ. *1* Chromatophor einer Oedogoniumzelle. *2* dass. von *Cladophora arcta*. *k* Kern, *py* Pyrenoide, *s* Stromastärke.

An Stelle einer Platte, eines Netzes usw. beherbergen nun aber, wie wir wissen, zahlreiche Algen mehrere bis viele Chromatophoren, welche dann dementsprechend kleiner sind. Bei Bumilleria z. B. (Fig. 619, *3*, *4*) finden wir 2—4 Plättchen; jedes ist ein wenig gekrümmt der Außenwand nahe gelegen. Ähnlich liegen die Dinge bei Botrydium (Fig. 619, *1*, *2*), Bryopsis (s. a. FAMINCYN), Derbesia usw., nur bemerkt man bei den letztgenannten Arten Pyrenoide, die der Bumilleria fehlen, und außerdem sind die Farbstoffträger bei diesen Formen, der Größe der Zellen entsprechend, viel zahlreicher.

Bei den meisten Siphoneen tritt uns dann die Linsenform der Chlorophyllkörper entgegen, die wir auch bei den höheren Pflanzen gewöhnt sind. Die Körperchen sind ungemein zahlreich, aber recht gleichmäßig im wandständigen Plasma der Schläuche verteilt.

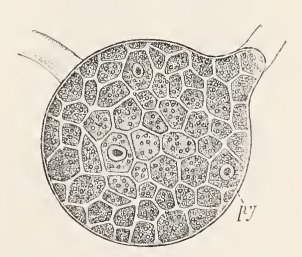


Fig. 618 n. REINKES Atlas. Zelle von *Blastophysa rhizopus*. *py* Pyrenoide.

Pyrenoide sind hier wohl nicht immer mehr zugegen, aber bei Valonia haben wir noch zum Teil Chromatophoren mit zum Teil solche ohne Pyrenoide in der nämlichen Zelle.

Die vorerwähnten Farbstoffträger finden sich in recht verschiedenen Gruppen der Algen wieder, sie können nur mit einer gewissen Vorsicht als Merkmal der Familien verwandt werden. Das ist leichter möglich bei den Volvocales, Protococcales, Konjugaten, Diatomeen u. a. Deshalb haben wir die Chromatophoren dieser Familien schon im 1. Band genauer behandelt. Es bedarf hier nur noch einer kurzen Erinnerung.

Für die Volvocales und Protococcales charakteristisch ist das Becherchromatophor, dessen mannigfache Varianten wir schilderten, die Konjugaten haben im einfachsten Fall ein Plattenchromatophor (Mesocarpus), und es scheint mir nicht ganz unmöglich, die zahlreichen Abweichungen aus Kombinationen von Platten zu verstehen. Die Diatomeen haben im einfachsten Fall wandständige Platten, und von diesen mag man die bunteren Gestalten herleiten.

Die Chromatophoren der Phaeophyceen, Phaeoplasten genannt, wechseln in ihrer Ausgestaltung fast ebenso wie diejenigen der Chlorophyceen. Es kann zunächst nicht überraschen, daß einfache Platten in Einzahl wiederkehren, wie bei Ulothrix und Ulva; das ist z. B. der Fall bei Scytosiphon, Ralfsia usw. Statt der einzelnen Platte treten bei Ectocarpus-Arten 2—3—4 auf, und in dieser Gattung führen Übergänge hinüber zu einer Vielzahl von gerundeten platten- bis linsenförmigen Phaeoplasten einerseits und zu fast abenteuerlich gezackten und mehr oder weniger verzweigten Gebilden andererseits. Die Fig. 620 demonstriert das besser als lange Beschreibungen. In den letzteren Fällen ist natürlich die Zahl der Chromatophoren gering, und ferner ist hervorzuheben, daß in der nämlichen Zelle nicht alle gleichgestaltet sind, sondern daß (Fig. 620, *3*) Form und Größe wechseln kann; trotzdem bleibt der Typus für jede einzelne Spezies gewahrt. Pyrenoide sind nicht überall vorhanden. Über das Vorkommen dieser oder ähnlicher Gebilde soll später berichtet werden.

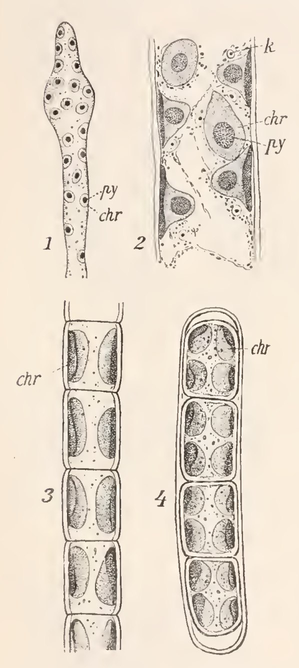



Fig. 619 n. KLEBS. *1*, *2* *Botrydium*. Stücke der Zellen, verschieden stark vergr. *3*, *4* *Bumilleria exilis*. Fadenstücke. *chr* Chromatophoren, *py* Pyrenoide, *k* Kern.

Diese von Spezies zu Spezies bunt wechselnden Gestalten finden sich aber vorzugsweise bei den Ectocarpeen, fast alle übrigen Phaeophyceen, speziell die Sphacelarien, die Laminariaceen, Dictyotaceen, Cutleriaceen und Fucaceen sind fast ausnahmslos im Besitze kleiner linsenförmiger Chromatophoren, wie die höheren Gewächse auch.

Auch für die Florideen lassen sich wieder im einfachsten Falle einige wenige Chromatophoren — Rhodoplasten — in jeder Zelle nachweisen, welche dem plasmatischen Wandbelag eingebettet sind. Bei anderen Formen vermehrt sich die Zahl, so daß zahlreiche einfache Platten resultieren, häufiger aber sind die Fälle, in welchen das oder die Chromatophoren komplizierte Gestalten, gezackte und gezähnte Umrisse, Lappen, Einschnitte usw. aufweisen. Als Beispiel kann Rhodochorton dienen.

Rhodochorton chantransioides besitzt 1—2 bandförmige Chromatophoren, welche (Fig. 621, *1*) spiralig angeordnet sind, fast wie bei Spirogyra, nur ist alles weniger regelmäßig, und die Breite des Bandes ist auch nicht

überall konstant. Rhodochorton membranaceum Magnus führt sodann zackig-lappige Rhodoplasten. Sie erinnern an diejenigen mancher Ectocarpeen oder Diatomeen, und hier wie dort bemerkt man nicht selten, daß die Lappen des einen in die Buchten des anderen eingreifen.

Rhodochorton floridulum endlich besitzt, wie Fig. 621 zeigt, ebenfalls stark lappig eingeschnittene Chromatophoren. Die Lappen aller strahlen hier von einem zentralen Mittelstück aus, das ein schönes Pyrenoid führt.

Im allgemeinen scheinen die Pyrenoide bei den Florideen nicht gerade sehr verbreitet zu sein, besonders fehlen sie meistens bei denjenigen Formen, welche wir als die höheren zu betrachten gewohnt sind, dagegen sind sie nach Schmitz fast regelmäßig vorhanden bei den Nemalieen und ihren Verwandten sowie bei den Bangiales.

Bei manchen Nemalieen kommen dann auch sternförmige Rhodoplasten zur Ausbildung, welche z. B. bei Helminthocladia stark an Zygnema erinnern. Fig. 622 gibt Zellen aus der äußersten Rindenschicht dieser Alge wieder, die sich ja aus Fäden aufbaut. In denselben wird das Chromatophor leicht erkannt. Von einem Zentrum strahlen allseitig Arme aus, und diese gehen an ihren peripheren Enden in mehr oder weniger zerschlitzte Lappen über.

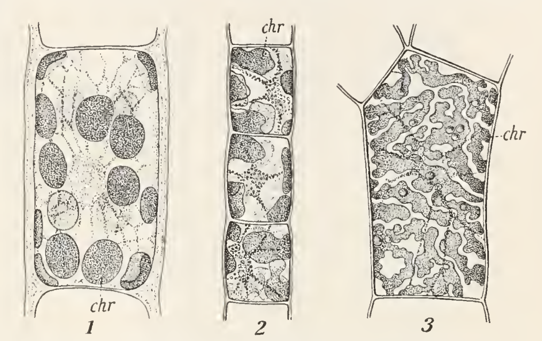


Fig. 620. Phaeophyceen-Chromatophoren n. Reinke. *1 Pilayella varia. 2. Leptonema fasciculatum. 3 Ectocarpus arctus.*

Die Gestalt der Chromatophoren ist keineswegs in allen Zellen des gleichen Individuums konstant; abgesehen von den in embryonalen oder alternden oder ganz spezifisch ausgebildeten Zellen vorkommenden Formen, wechseln auch die Gestalten der fraglichen Organe in den schlechthin als vegetative zu bezeichnenden Teilen. Speziell bei den Florideen fällt das auf, und mancher wäre kaum geneigt, die in Fig. 621, *2—4* wiedergegebenen Rhodoplasten der nämlichen Pflanze zuzuschreiben. Solche Differenzen sind bedingt — und darauf ist zurückzukommen — durch verschiedene Beschattung resp. Belichtung einzelner Organe, oder durch sonstige äußere Einflüsse. Aber auch sogenannte innere Ursachen können bewirken, daß die Gestalt der Chromatophoren in verschiedenen Zellen wechselt. Ich verweise auf Ceramium (Fig. 623). Die Zellen der Knoten führen nicht unwesentlich anders gestaltete Rhodoplasten als diejenigen der Internodialzellen, die der ersteren sind unregelmäßig lappig, die der letzteren langgestreckt, meist bandförmig (s. a. Küster). Ähnliche Beispiele gibt es mehrere. Es ist ziemlich deutlich, daß sich die Chromatophoren in ihrem Wachstum demjenigen der Zellen anpassen.

Solche individuelle Abänderungen, wie sie auch bei manchen Desmidiaceen (Lütkemüller) vorkommen, mögen sie von außen induziert oder als „innere" gegeben sein, haben nun die Frage nahegelegt, wie weit die Gestalt der Chromatophoren konstant für die Spezies und damit ein Mittel

zur Unterscheidung der Arten, Gattungen usw. sei. Ich meine, die Antwort sei ziemlich klar zu geben. Wie bei den höheren Gewächsen die Blatt-

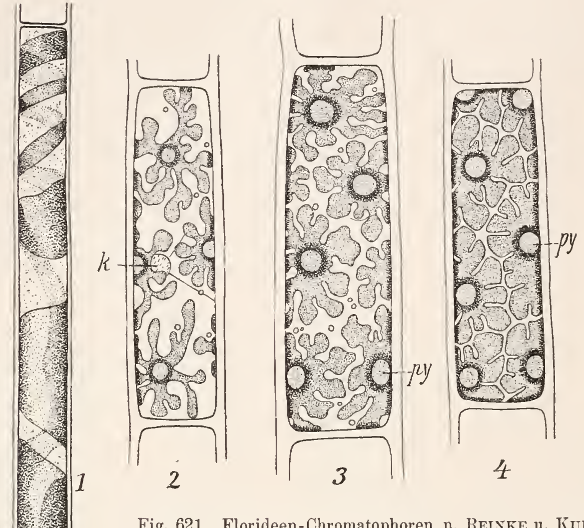



Fig. 621. Florideen-Chromatophoren n. REINKE u. KUKKUCK. *1 Rhodochorton chantransioides. 2—4 Rhodochorton floridulum.* Bezeichnungen wie üblich.

gestalt innerhalb einer Spezies variiert, wie auch Stellungs- und Lagenänderungen der Spreite vorkommen, ohne daß der wesentliche Typus des Ganzen verloren ginge, so können auch die Chromatophoren der Algen zwar etwas abweichend erscheinen unter äußeren Bedingungen und inneren Ursachen, trotzdem aber bleibt der Typus erhalten, und wie das Blatt eines der Merkmale ist, welches so gut wie regelmäßig zur Diagnose hinzugenommen wird, so gehören auch die Chromatophoren mit in dieselbe hinein.

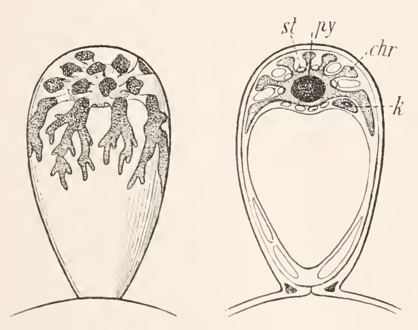



Fig. 622. Zellen der *Helminthocladia* n. SCHMITZ. *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid, *k* Kern, *st* »Stärke«.

Wir können den Vergleich fortspinnen: Nicht bei allen Gattungen und Arten bieten die Blätter gute diagnostische Merkmale. An ihren Blättern allein kann man zwar viele Pflanzen als Gräser erkennen, aber die Unterscheidungen der Gattungen und Spezies nach diesen wird wohl unmöglich. Ebenso wird man

Derbesia und Bryopsis, Chara und Nitella, wie auch die einzelnen Arten dieser Gattungen nicht immer nach den Chromatophoren unterscheiden (s. jedoch Ernst), während es andererseits sehr leicht ist, Ulothrix, Microspora, Conferva nach ihren Chromatophoren zu diagnostizieren (Schmitz) und fernerhin die Vorkeime der Batrachospermen von den echten Chantransien zu trennen.

Im allgemeinen bedarf es bei den höheren Formen, wie Laminarien und Fucaceen und in der Regel bei den weit gegliederten Florideen nicht auch noch der Chromatophoren zu einer brauchbaren Diagnose, wohl aber wird die Frage akut für die niederen Gruppen, speziell für die ein- und wenigzelligen Formen, bei welchen eine weitgehende innere Gliederung den Mangel der äußeren ersetzt.

Für diese Fälle sind die Chromatophoren — natürlich nach sorgfältiger Abwägung aller Faktoren, welche eine vorübergehende Formänderung bedingen — tatsächlich diagnostisch ungemein wertvoll. Diese Einsicht hat für die Konjugaten seit langer Zeit Platz gegriffen und kommt speziell in de Barys Werk über diese Gruppe zum Ausdruck (s. a. Elfving). Das gilt unbeschadet des von Lütkemüller geführten Nachweises, daß gelegentlich einmal individuelle Abweichungen in der Gestalt der Chromatophoren als konstante Merkmale angesehen wurden.

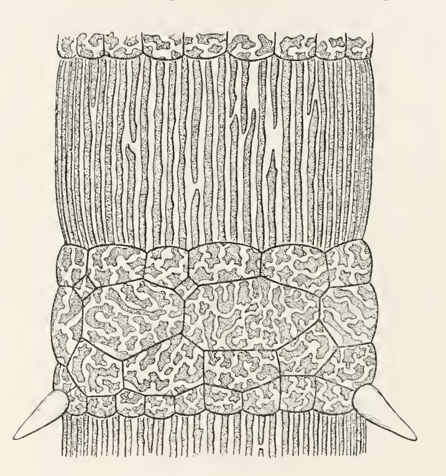


Fig. 623. Stück eines *Ceramium*-Sprosses n. Schimper.

Für die Diatomeen hat zwar schon vor längerer Zeit Pfitzer die Chromatophoren als wertvolles diagnostisches Hilfsmittel bezeichnet und angewandt, auch van Heurck hat darauf hingewirkt, allein die echten „Diatomeenforscher" sind ihm darin leider nicht gefolgt und werden das auch kaum tun solange die unglückliche „Methode" besteht, nach welcher die Pflänzchen auf Glasplatten angetrocknet ins „Herbar" gelegt werden und dann zur Beobachtung gelangen; da bleibt freilich nur die Schalenstruktur übrig. Man entschließe sich doch endlich, lebende oder gut konservierte Materialien zu studieren, und man wird zu vollkommeneren Unterscheidungen und Diagnosen gelangen. Daß dies auch für die Diatomeen möglich ist, zeigen Karstens Untersuchungen, in welchen die Pleurosigmen nach den Chromatophoren zweifellos richtig gruppiert werden, und Karsten betont ganz besonders, daß dieselben zur Unterscheidung von Arten resp. Artengruppen wertvoll seien.

Karstens Angaben haben sehr rasch eine Bestätigung und Ergänzung in den Untersuchungen von Emma Ott, Mereschkowsky und Heinzerling gefunden. In den Arbeiten dieser Forscher tritt wiederum das Chromatophor und dessen Teilungen als diagnostisches Merkmal sehr scharf in den Vorder-

grund, sei es zur Charakterisierung von Gattungen, von Gruppen oder von Arten. Und wenn vielleicht in dieser Richtung bisweilen etwas zu weit gegangen wird, so bleibt das Gute: die eingehende Berücksichtigung der Farbstoffträger, doch immer anzuerkennen.

Demgegenüber ist ein Einwand Mitrophanows belanglos, welcher sich auf den Umstand stützt, daß unter Einwirkung der Außenwelt eventuell Umlagerungen im Chlorophyllapparat erfolgen. Für einen sorgfältigen Beobachter, das betone ich nochmals, wird es kaum Schwierigkeiten haben, das Konstante auch in diesem Falle herauszuerkennen.

Das, was wir soeben für Diatomeen und Desmidiaceen erörtert, gilt natürlich auch für nicht wenige andere Familien, so sind z. B. die Chromatophoren der Chlamydomonaden, Protococcaceen usw. ein sehr wertvolles Erkennungszeichen der Arten, ja in gewissen Fällen geben sie uns die Möglichkeit, große Verwandtschaftskreise zu charakterisieren. Ich erinnere nur daran, daß für uns der Chromatophorenbau mit ein Grund war, die Ulotrichaceen, Ulvaceen, Chaetophoreen und Coleochaeten als Verwandte anzusprechen.

Wenn nun in großen und kleinen Verwandtschaftskreisen die Chromatophoren von kleinen Linsen bis zu großen Platten abändern, so erhebt sich die Frage: welches ist die ursprüngliche Form? In gewissen Fällen, z. B. bei einer Reihe von Siphonocladiaceen, ließ sich die Antwort schon geben; die Herleitung von einer relativ einfachen Platte ist so gut wie sicher. Aber in anderen Fällen sind die genetischen Beziehungen der Formen zueinander so unklar, daß vorläufig Sicheres kaum zu sagen ist.

Schimper hat geglaubt, die einzelnen Plattenchromatophoren als den Ausgangspunkt für die übrigen komplizierteren sowohl als auch für die zahlreichen kleinen ansehen zu müssen, indem er besonders darauf hinwies, daß bei vielen höheren Algen, z. B. den Vaucherien, den Fucaceen, den Charen usw. Linsenchromatophoren vorkommen, während die niedersten Gruppen einfache Platten führen. Und ebenso weist er darauf hin, daß in den höheren Klassen des Pflanzenreiches die kleinen Chloroplasten ausschließlich vorkommen. Die Auffassung ist plausibel, aber der Schluß immerhin nicht zwingend, ganz abgesehen davon, daß vorläufig wohl für einzelne Gattungen usw. eine besondere Beurteilung Platz greifen muß.

Man wird Schimper entgegenhalten, daß schon bei der Keimung von Konjugaten (Genicularia, Spirotaenia nach de Bary) die in der Zygote noch kleinen, kurzen Platten zu langen Bändern auswachsen, und wird ferner darauf hinweisen, daß in allen Vegetationspunkten die Chromatophoren kleine rundliche Gebilde darstellen. Gilt auch hier der Satz, daß jugendliche Organe den ursprünglicheren Zustand demonstrieren, so müßten wir genau den entgegengesetzten Schluß ziehen als derjenige ist, welchen Schimper zog.

Doch ich glaube, diese Frage ist überhaupt noch nicht spruchreif.

In den Geweben der komplizierter gebauten Algen erfahren die Chromatophoren je nach der Funktion der Einzelzellen Veränderungen, welche denjenigen höherer Pflanzen analog sind. Freilich so weitgehend wie bei den letzteren sind die Metamorphosen kaum.

In den Scheitelzellen der Dictyoten, Sphacelarien, Fucaceen, Callithamnien, Griffithien usw. sind die Farbstoffträger als gefärbte linsenförmige Körperchen ziemlich leicht erkennbar; in anderen Fällen lassen sie sich schwerer nachweisen, z. B. in den fast farblosen Scheitelzellen der Polysiphonien, Ceramien und der Charen (Schmitz); immerhin gelingt das, weil

auch diese Chromatophoren noch immer ein wenig gefärbt sind. Eigentliche Leukoplasten dürften in den Scheiteln von Algen kaum jemals vorkommen.

Von diesen Chromatophoren der teilungsfähigen Regionen leiten sich dann natürlich alle anderen Organe gleicher Art in den ganzen Algenkörpern her, und es ist fast selbstverständlich, daß die im Scheitel kugel- oder linsenförmigen Körper späterhin die unregelmäßigere und kompliziertere Form annehmen, die für die einzelnen Spezies so häufig charakteristisch ist. Die Form und die Menge, in welchen die Farbstoffträger erwachsener Zellen erscheinen, hängt naturgemäß von der Funktion der letzteren ab. Wo diese in erster Linie der Photosynthese dienen, pflegen die Chromatophoren stark entwickelt in großer Zahl der Außenwand nahe zu liegen, wo den Zellen andere Leistungen zugewiesen sind, wie Festigung usw., treten die Farbkörper mehr in den Hintergrund. Von diesem Gesichtspunkte aus sind wohl schon die stark gefärbten Knotenzellen und die hellen Internodialzellen der Ceramien zu verstehen, ebenso die grünen Haarbüschel der Draparnaldien gegenüber den helleren Zellen der Hauptsprosse, nicht minder die Farbe der älteren und jüngeren Teile eines Ectocarpus usw. Dasselbe gilt für die Gewebe.

Die Chromatophoren, welche in die inneren Gewebe gelangen, büßen ihre Farbe durchaus nicht immer ein. Bei Chorda, Desmarestia u. a. fanden wir ja in den zentralen Teilen Zellen, welche durch reichliche Mengen von Chromatophoren recht intensiv gefärbt sind, in anderen Fällen freilich erscheinen die Markzellen u. a. sehr blaß; dann sind zwar farbige Chromatophoren zugegen, aber diese sind im Verhältnis zur Zellengröße so wenig zahlreich, daß sie völlig in den Hintergrund treten. Oft werden sie, nach Schmitz, erst bemerkt, wenn in den Zellen Teilung einsetzt.

Fast das gleiche führen die Autoren für die so häufigen hyalinen Haare wie auch für Rhizoiden an. Bei Ectocarpus, Elachistea, Chaetophora und vielen anderen werden stets vereinzelte Chromatophoren in den scheinbar farblosen Haarzellen gefunden.

Leukoplasten, welche als solche Stärke oder ähnliche Substanz bilden könnten, wird man danach nicht sehr häufig zu erwarten haben; immerhin werden solche angegeben. Darbishire findet sie im Mark und auch in den Haftfäden von Phyllophora; sie lassen hier Scheibchen entstehen, welche die Reaktionen der „Florideenstärke“ geben.

In recht alten Gewebeelementen, die nicht mehr teilungsfähig sind, sowie auch in manchen Haaren, z. B. denjenigen von Fucus, von vielen Florideen usw., vermißt man die Chromatophoren; sie sind degeneriert, und in gewissen Fällen ließ sich direkt verfolgen, daß die fraglichen Gebilde „immer farbloser und undeutlicher werden“. Das Plasma scheint sie zu resorbieren.

Die Teilungen der Chromatophoren vollziehen sich vielfach in Form einer einfachen Durchschnürung, wie bei höheren Pflanzen; die anfänglich noch zusammenhängenden Teilstücke rücken auseinander und damit wird auch der letzte Verbindungsfaden, der übrigens gelegentlich noch stark gedehnt werden kann, zerrissen. In anderen Fällen aber findet Schmitz keine vorgängige Einschnürung, sondern die Masse des Chromatophors wird ohne eine solche direkt zerschnitten oder zerrissen. Beide Modi der Teilung gehen indes ineinander über und können sich sogar in derselben Zelle neben- oder nacheinander abspielen. Besonders im zweiten Falle wird nach Schmitz bei Beginn der Teilung, dort wo die Trennung erfolgen soll, eine fibrilläre Struktur sichtbar. Die Fibrillen zerreißen später, und damit ist die Trennung vollendet. Die letzteren Beobachtungen von Schmitz konnte freilich Schimper nicht ganz bestätigen; am lebenden Material sind Fibrillen nicht sichtbar,

und es wäre schon möglich, daß SCHMITZ wenigstens zum Teil Produkte der Fixierungsmittel vor sich hatte.

Die Anwesenheit von Pyrenoiden kompliziert die Teilung natürlich, doch lassen sich leicht in dieser Richtung zwei Typen unterscheiden: entweder wird das Pyrenoid mit dem Chromatophor zusammen direkt zerschnitten (manche Diatomeen), oder aber die Pyrenoide vermehren sich selbständig, rücken auseinander, und erst dann setzt die Teilung in der einen oder anderen Form ein (Desmidiaceen usw.).

Aus allen in dieser Richtung angestellten Beobachtungen läßt sich nicht der Schluß ziehen, daß die Pyrenoide den Anstoß zur Teilung des Farbstoffträgers geben, ja man wird zweifeln, ob ein solcher allein vom Chromatophor ausgeht. Das gesamte Spiel der Kräfte in den Zellen wird wohl auch seine Wirkung auf die Farbstoffträger nicht verfehlen.

Im einzelnen verläuft Teilung und Ergänzung unserer Organe natürlich recht mannigfaltig. Handelt es sich um rundliche Chromatophoren, um einfache Platten, so ist darüber kaum etwas zu sagen; über die komplizierteren Organe dieser Art wurde schon in Bd. 1 und 2 das nötige berichtet.

### β) Die Pyrenoide.

Mit diesem Namen bezeichnete SCHMITZ kugelige oder linsenförmige Gebilde, welche an bestimmten Stellen den Chromatophoren vieler Algen eingelagert sind. Sie schienen ihm gleichsam Kerne der Chromatophoren darzustellen. Wir behandeln zunächst diejenigen der Grünalgen im weitesten Sinne.

Die fraglichen Organe liegen als farblose Masse in die Chromatophorensubstanz eingebettet, allseitig von ihr umschlossen. Sie bestehen natürlich aus „Eiweißsubstanz“, die indes von derjenigen des Chromatophors und anderer plasmatischer Organe verschieden ist. Immerhin werden sie mit vielen der in der mikroskopischen Technik üblichen Fixierungsmittel (Alkohol, Jod, Pikrinsäure, Sublimat, VOM RATHS Gemisch usw.) fixiert und durch eine große Zahl von Farbstoffen gefärbt.

Auf Grund solcher Färbungen nahm SCHMITZ nahe Beziehungen zum Nuklein an, allein SCHIMPER hat das wohl mit Recht bestritten. Weder durch Kochsalz- noch durch Sodalösung werden die Pyrenoide nach ARTHUR MEYER wesentlich verändert; bei Gonium sind sie nach OVERTON in konzentrierter Essigsäure löslich. Alles das spricht nicht für Nukleine.

Die Pyrenoide erscheinen im Leben vielfach als annähernd homogene Körper von Kugel- oder Linsenform, bei Euglena sind zwei plankovexe Linsen mit den flachen Seiten gegeneinander gekehrt usw. Demgegenüber geben ARTHUR MEYER und SCHIMPER an, daß die Pyrenoide bei Bryopsis, Cladophora, Ulothrix usw. Kristalloide seien, welche nicht doppelbrechend sind, ohne freilich zu leugnen, daß in anderen Gruppen nicht-kristallinische Pyrenoide vorkommen können. Die angegebenen Differenzen lösen sich vielleicht durch KLEBAHNS Angabe, wonach (bei Oedogonium) die Kristalloide von einer farblosen Masse eingehüllt sind. Dasselbe gibt HIERONYMUS für Dicranochaete an (**1**, 255). So liegt der Schluß nahe, daß die Kristalloide nur Einlagerungen in das eigentliche Pyrenoid darstellen, wie das auch bei höheren Pflanzen der Fall ist (s. B. SCHERRER).

Bei den Chlorophyceen besitzen die Pyrenoide eine Beschalung, welche, wie allbekannt, aus Stärke besteht.

Die Stärkehülle um die Pyrenoide ist aus einer mehr oder weniger großen Zahl von kleinen Stärkekörnern zusammengesetzt, deren Trennung

durch zwischengelagerte Substanz meistens erkennbar bleibt, bisweilen aber erscheinen die Körnchen miteinander „verwachsen", d. h. dicht verklebt.

Die Entstehung der Hülle aus getrennten Körnchen läßt sich unschwer verfolgen; wenn man entstärkte Algen unter geeigneten Bedingungen der Beobachtung unterwirft, dann treten nach SCHMITZ zuerst runde Körnchen voneinander isoliert auf, später aber wachsen sie und platten sich durch Druck gegeneinander ab (Fig. 624, *1*).

Die Menge der vorhandenen Stärke hängt natürlich von Ernährungsverhältnissen ab. Demgemäß können die Schalen unter gewissen Bedingungen fehlen resp. in der Kultur beseitigt werden, im allgemeinen aber werden sie an den Arten, welche überhaupt solcher Bildungen fähig sind, nicht vermißt, sobald diese unter normalen Verhältnissen gedeihen.

Die Stärkemassen sind nach SCHMITZ nicht dem Pyrenoid als solchem eingelagert, sondern sie finden sich in der Substanz des Chromatophors, „welche die hohlkugelige Schicht der Stärkekörnchen noch in dünner Lage innen auskleidet und so von dem Pyrenoid selbst trennt" (Fig. 624). Das bestätigt neuerdings BOURQUIN.

Nach außen hin ist die Stärkemasse ebenfalls vom Chromatophor umgeben, und es kommt nach SCHMITZ nicht selten vor, daß die Substanz desselben sich zu einer Art Umhüllungsschicht verdichtet. Jedoch ist diese keine konstante Erscheinung, nicht einmal in ein und derselben Spezies.

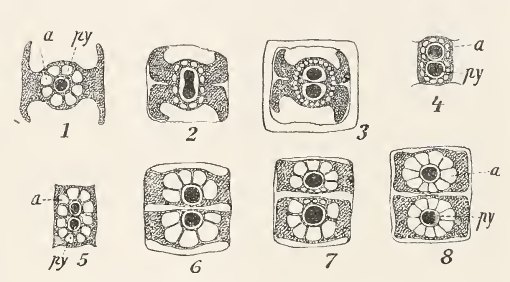



Fig. 624. *Hyalotheca mucosa* n. SCHMITZ. Teilung der Chromatophoren und Pyrenoide (*py*) mit den umgebenden Stärkemassen (*a*).

Demgegenüber betont BOUBIER, daß die Stärkehülle nach außen immer von einer ziemlich festen Haut umgeben sei. Nach Lösung der ersteren entsteht bekanntlich ein breiter, heller Hof um das Pyrenoid. Dieser wird nach BOUBIER von plasmatischen Strahlen durchsetzt, welche jene Haut mit dem Pyrenoid verbindet; sie dürften aber dieses nicht direkt berühren, sondern an eine plasmatische Haut ansetzen, welche das Pyrenoid einhüllt. Man sieht, SCHMITZ und BOUBIER weichen nicht wesentlich voneinander ab, nur bleibt unentschieden, ob die erwähnten Häute, Strahlen usw. dem Chromatophor angehören oder farblos sind. Die eben erwähnte innere Hautschicht, welche dem Pyrenoid anliegt, ist wohl dieselbe, welche bei Fixierung und Färbung — vielleicht in Verbindung mit Kontraktionen — den hellen Hof entstehen läßt, den so zahlreiche Pyrenoidbilder wiedergeben, darüber vgl. auch LUTMAN. Dieser Forscher fand das Pyrenoid von Closterium nicht völlig homogen; er sah in ihm Strahlungen u. a., welche zu den aufgelagerten Stärkekörnern in Beziehung stehen. — WOLLENWEBER beschreibt für Haematococcus im Pyrenoid einen mittleren glatten Körper, von welchem zahlreiche schmale Strahlen nach der Peripherie hin divergieren. Über weiteres unterrichten die Arbeiten der beiden Forscher.

Teilung des Pyrenoides bedingt auch natürlich Teilung und partielle Neubildung der Stärkehülle. Wie Fig. 624 zeigt, rücken bei Teilung des

Pyrenoides die Stärkekörner häufig ein wenig auseinander (Fig. 624, *2*), dann wird (Fig. 624, *3*) der Chloroplast zerschnitten und, wenn nun an der Schnittstelle das Chromatophor wächst, werden dort neue kleine Stärkekörnchen gebildet, welche späterhin heranwachsen, so daß nunmehr wieder eine komplette Hülle vorhanden ist (Fig. 624, *5—8*).

Von Interesse ist es nun, daß vielfach die Stärkebildung nicht auf die Pyrenoide beschränkt ist, sondern daß Stärkekörner auch unabhängig von diesen an scheinbar beliebigen Orten eines Chloroplasten ausgeschieden werden. Das ist bei überlichteten Spirogyren leicht zu beobachten, und ebenso sind bei Cladophora, Hydrodictyon, Oedogonium, Protosiphon, Pyramimonas u. a. Stärkemassen von den Pyrenoiden weit entfernt durch Schmitz, Schimper, Klebs, Dill u. a. konstatiert worden. Fig. 617, S. 21 zeigt dieses für Oedogonium ohne weiteres. Der häufigste Fall ist wohl der, daß zuerst Pyrenoidstärke ausgeschieden wird, und daß die Stromastärke nach dieser auftritt, ja häufig wird letztere erst gebildet, wenn das lebhafte Wachstum aufhört oder gelinde Störungen eintreten. Doch ist das durchaus nicht regelmäßig, denn Schmitz gibt an, daß manche Protococcoideen zuerst Stromastärke und darauf erst Pyrenoidstärke entwickeln.

Die Verschiedenheit von Pyrenoid- und Stromastärke in ihrem physiologischen Verhalten wird wohl am besten durch Beobachtungen von Klebs an Hydrodictyon illustriert. Die Stromastärke entspricht hier offenbar im wesentlichen der Stärke in höheren Pflanzen; ihre Bildung, Speicherung und Auflösung hängt ziemlich direkt von Ernährungsverhältnissen ab, das eine wie das andere erfolgt verhältnismäßig leicht. Demgegenüber ist die Pyrenoidstärke schwer beweglich, sie tritt sehr zeitig auf, wird erst bei längerem Aufenthalt der Algen im Dunkeln angegriffen und verschwindet normalerweise wohl nur bei der Bildung von Fortpflanzungszellen. Ganz ähnliches fand Dill bei Chlamydomonas. Wodurch diese und manche andere Unterschiede im Verhalten der beiden Stärkesorten bedingt sind, mag dahingestellt sein. Näheres ist bei Klebs nachzusehen, welcher noch speziell darauf hinweist, daß Pyrenoid- und Stromastärke chemisch doch wohl identisch sind.

Die bei pyrenoidlosen Algen, z. B. Charen usw., auftretende Stärke wird wohl der Stromastärke anderer Formen analog gesetzt werden müssen.

Schmitz spricht nun mehrfach, gerade bei kleinen pyrenoidlosen Chromatophoren, von einem „Aufbrauchen“ der letzteren bei der Stärkebildung, auch Ernst läßt die Chloroplasten des Dichotomosiphon sich in Stärke umwandeln. Ich glaube zunächst kaum, daß das wörtlich zu nehmen ist; die Stärkekörner werden wohl so groß, daß sie den umhüllenden Chloroplasten zu einer dünnen Schicht dehnten, die nicht mehr ohne weiteres sichtbar ist.

Die Bildung von Stärke im Stroma und neben den Pyrenoiden mag frappieren. Schimper weist nun darauf hin, daß ja sehr wohl überall Pyrenoidsubstanz im Stroma verteilt sein könnte. Das klingt ja plausibel, allein man sieht dann nicht recht ein, weshalb sich Pyrenoid- und Stromastärke physiologisch so verschieden verhalten.

Die Vermehrung der Pyrenoide erfolgt in zahlreichen Fällen durch Zweiteilung, etwa so, wie es Fig. 624 angibt. Die Masse derselben wird durch einen Riß einfach durchgetrennt, darüber berichten Schmitz, Chmielevsky für Spirogyra, Lutman für Closterium, Kaufmann für Cylindrocystis, Klebahn für Cosmarium, Bourquin für Zygnema und die in **1**, 205 genannten Forscher wie auch Hartmann für die Volvocales. Schon Schmitz gab an, daß nicht immer gleiche Teile geliefert, und Lutman erwähnt für Closterium, daß vielfach kleinere Stücke vom Pyrenoid abgesprengt werden. Auf diese führt er die kleinen Pyrenoide zurück, die neben großen oft genug bei den

Algen vorkommen. Solche Befunde erklären vielleicht SCHIMPERS Angaben bezüglich Bryopsis und mancher anderer Algen. Der Autor findet, daß die Chromatophoren sich vor der Teilung strecken, dann tritt in einiger Entfernung vom ersten ein zweites kleineres Pyrenoid auf, welches bald zur normalen Größe heranwächst, nun erst wird der Chromatophor durch Zerschnürung in zwei Hälften zerlegt. Natürlich ist eine Neubildung des kleinen Pyrenoids nicht ausgeschlossen, wahrscheinlicher ist die Abspaltung eines Stückes aus dem alten. LUTMAN erwähnt auch den Zerfall eines Pyrenoides in eine Anzahl von Teilstücken.

Ist in den obigen Fällen Zerstörung und Neubildung von Pyrenoiden nicht sehr wahrscheinlich, so ist sie an anderen Objekten unzweifelhaft erwiesen, insbesondere in Zusammenhang mit der Schwärmer- und Gametenbildung. STRASBURGER sah die Pyrenoide bei der Schwärmerbildung von Cladophora schwinden, KUCKUCK berichtet über deren Auflösung bei Halicystis, ZIMMERMANN über solche bei Volvox, KLEBS fand gleiches bei Chlamydomonas und Hydrodictyon und zeigte auch, daß sie wieder auftreten, wenn die fraglichen Zellen heranwachsen; OVERTON sah ähnliches. SMITH erwähnt den Abbau der Pyrenoide bei der sogenannten Aplanosporenbildung von Scenedesmus und anderen Protococcales, auch sonst fehlt es nicht an entsprechenden Angaben. Ein Verlust der Pyrenoide tritt auch ein bei der Bildung der kleinen männlichen Gameten von Bryopsis, Sphaeroplea usw.; hier erben die Weibchen solche von der Mutterpflanze.

Der Neubildung von Pyrenoiden bei Hydrodictyon steht ein Verlust bei Botrydium gegenüber. KLEBS gibt an, daß junge Pflanzen solche besitzen, alte nicht. Ob die Außenwelt einen Einfluß darauf ausübt, ist unsicher; nachgewiesen aber ist von DILL, daß sich die Pyrenoide von Chlamydomonas-Arten in der Kultur vermehren können, und von KLEBS wurde umgekehrt gezeigt, daß die Körperchen bei Hydrodictyon in Dunkelkulturen zu kleinen Pünktchen zusammenschrumpfen, während sie bei geeigneter Ernährung groß und glänzend werden. ERNST sah ähnlich die Pyrenoide von Derbesia bei Kultur in mäßigem Lichte schwinden; bei guter Beleuchtung wurden sie wieder gebildet. SERBINOW endlich beschreibt eine pyrenoidlose Rasse der Chlamydomonas stellata, die sonst mit den fraglichen Organen begabt zu sein pflegt.

Alle diese Dinge werden halbwegs verständlich, wenn wir mit SCHMITZ annehmen, daß in den Chromatophoren eine spezifische Pyrenoidsubstanz gegeben sei. Ist solche sehr reichlich vorhanden, dann erscheinen die Pyrenoide glänzend, ist sie in geringer Menge gegeben, dann wird die Auffindung schwer. Ausgeschlossen ist aber offenbar nicht, daß jene Masse in gewissen Fällen und zeitweilig von den Chromatophoren ganz resorbiert wird.

Was nun das Vorkommen der Pyrenoide betrifft, so sind dieselben wohl bei allen grünen Algengruppen vertreten, andererseits aber ist kaum eine Algenfamilie zu nennen, in welcher nicht auch pyrenoidlose Formen vorkämen, hat doch PALLA eine pyrenoidlose Konjugatengattung beschrieben, aus einer Familie also, die sonst durch ihre typische Pyrenoidausbildung auffällt. Ebenso ist die Gattung Chloromonas wohl die einzige Chlamydomonade, Spermatozopsis die einzige Polyblepharidee, die eines solchen Organes entbehrt.

Bei den übrigen Chlorophyceen sind pyrenoidlose Gattungen und Arten sogar ziemlich häufig, z. B. unter den Pleurococcen, den Ulotrichaceen u. a., während die Oedogoniaceen und Coleochaeten die fraglichen Organe wohl meistens führen. Die Siphoneen besitzen zum Teil (Bryopsis usw.) schön entwickelte Körper dieser Art, bei anderen, oft nahe verwandten (Codium)

fehlen dieselben ebenso wie bei der höher stehenden Vaucheria. Die Flagellaten besitzen sie wohl meistens, und wenn man Euglena zu ihnen hinzurechnen will, finden sich in dieser Gattung einzelne Spezies mit typischer Ausbildung der Pyrenoide, während letztere bei den Spezies zu fehlen scheinen, welche zahlreiche kleine Chloroplasten beherbergen.

Diatomeen haben vielfach Pyrenoide, doch fehlen sie auch wieder bei anderen Formen aus diesem Verwandtschaftskreise. Wo sie vorkommen, entbehren sie einer Stärkehülle oder eines ähnlichen Gebildes, bei der Teilung werden sie genau so zerschnitten wie das Chromatophor (Fig. 162, **1**, 151).

Die Bangiaceen besitzen meistens Pyrenoide, und ebenso führt solche nach Schmitz die ganze Gruppe der Nemalieen. Nach dem gleichen Autor sollen sie sämtlichen höheren Florideen fehlen. Ganz zutreffend dürfte das indes kaum sein, denn z. B. Rhodochorton zeigt sie nach Kuckuck (Fig. 621) noch recht hübsch.

An Nemalion studierte Kurssanow die Pyrenoide, korrigierte einige Irrtümer von Wolfe und wies auf die Ähnlichkeit mit den entsprechenden Organen grüner Algen hin. Freilich, eine richtige Stärkehülle wird vermißt, dagegen (Fig. 622) sieht man doch oft, wie sich „Florideenstärke“ in der Nähe der Pyrenoide sammelt. Cheland vermißte die Pyrenoide in den nicht assimilierenden Zellen von Nemalion.

Unter den Phaeophyceen sind genau die gleichen Organe wie in den übrigen Algengruppen nicht sicher nachgewiesen. Tatsächlich fehlen sie allen Laminarien, Sphacelariaceen und Fucaceen, ebenfalls vielen Ectocarpeen. Dagegen fand schon Schmitz an Arten aus dem Kreise des Ectocarpus confervoides Roth, welche mit reich gegliederten Chromatophoren versehen sind, Körper, die Kuckuck als Pyrenoide bezeichnete. Solche sind auch bei Haplospora erkennbar. Die genannten Autoren finden, daß die fraglichen Gebilde plankonvex oder schüsselförmig gestaltet sind und mit der flachen oder hohlen Seite den Chromatophoren an derjenigen Seite ansitzen, welche nach dem Zellinnern gekehrt ist. Ein Stielchen, welches Berthold an diesen Körpern bemerkte, konnte Kuckuck nicht auffinden, ebensowenig sah er eine Loslösung derselben von den Chromatophoren, wie das Schmitz beschrieben hatte. Kylin aber sah das Stielchen wieder. Die Körperchen sehen einem beschalten Pyrenoid recht ähnlich, geben aber keine Stärkereaktion. Trotzdem erhielten sie von Schmitz den Namen Phaeophyceenstärke. Mancherlei Zweifel über die Natur dieser Gebilde sollen noch im Kapitel über die Assimilate zur Sprache kommen.

### γ) Die Struktur der Chromatophoren.

Die Chlorophyllkörper und die verwandten Gebilde sind, darüber ist wohl kein Zweifel, „lebendige Organe des lebenden Plasmas“. Sie bestehen bekanntlich aus einem Stroma, welches, selber farblos, den grünen Farbstoff in sich enthält. Durch Behandlung mit Lösungsmitteln (Alkohol usw.) können die Farbstoffe entfernt, das Stroma aber farblos beobachtet werden. Letzteres besteht in erster Linie aus Eiweißsubstanzen, von welchen aber naturgemäß bislang nicht zu sagen ist, wieweit sie sich vom Eiweiß der übrigen Zellen unterscheiden, oder wieweit sie mit ihm übereinstimmen.

Alle Beobachtungen sprechen dafür, daß der Bau der Chromatophoren bei den Algen kein anderer sei als bei den höheren Pflanzen, und so wird man geneigt sein, A. Meyers und Schimpers Auffassung, nach welcher in Hohlräumen (Vakuolen) des farblosen Stroma minimale zähflüssige grüne Massen

(Grana) eingelagert sind, auch für die Farbkörper der Algen gelten zu lassen. Allein zu sehen ist davon mit unseren heutigen Mitteln mikroskopischer Technik am lebenden Objekt nichts, die Chromatophoren der Algen erscheinen völlig homogen, und das gilt nach E. LIEBALDT auch für die Chlorophyllkörper vieler Blütenpflanzen. Sie vertritt demnach die Auffassung, der grüne Farbstoff sei im Stroma kolloidal gelöst; die Grana und manche andere Strukturen seien bereits als Veränderungen zu deuten, hervorgerufen durch die Präparation. Erwiesen ist das auch noch nicht, verdient aber sicher weitere Prüfung, um so mehr, als die Meinung durch WILLSTÄTTERS Versuche gestützt wird.

Erweist sich die neue Auffassung als richtig, dann muß auch die HANSENsche Hypothese verworfen werden, die ohnehin bislang keine großen Stützen fand, daß nämlich die braunen und roten Farbstoffe der Braun- bzw. Rotalgen das Stroma durchtränken, also örtlich von den Grana getrennt seien. Diese Meinung wäre besonders dann hinfällig, wenn sich zeigen sollte, daß die braunen und roten Molekülgruppen sich in irgendeiner, wenn auch noch so lockeren Bindung mit dem Chlorophyll selber befänden (vgl. MOLISCH und unten S. 36ff.).

Mag das Mikroskop vielfach in den Farbkörpern keinerlei Strukturen erkennen lassen, so ist damit nicht gesagt, daß solche in gewissen Fällen nicht doch sichtbar werden, z. B. sah SCHMITZ zuerst bei Spirogyra majuscula eine sehr feine granuläre Struktur, außer einer solchen treten nun aber unter gewissen Bedingungen noch andere Zeichnungen auf: an den Chloroplasten von Bryopsis kennt man seit ROSANOFF zwei Streifensysteme, welche vom Pyrenoid aus annähernd radiär verlaufen. Da aber die Streifen etwas gebogen sind, bald rechts, bald links, resultiert aus der Schneidung der beiden Systeme eine Areolierung. Ähnliche, wenn vielleicht auch etwas einfachere Zeichnung fand KLEBS an Euglena-Chromatophoren. Diese Strukturen aber sind im Leben kaum sichtbar, sie treten erst auf, wenn man die Bryopsis- oder Euglena-Zellen im Wasser zerdrückt, oft auch schon, wenn ein vorübergehender Druck auf die nicht dauernd geschädigte Zelle ausgeübt wird. SCHIMPER erhielt analoge Resultate an Chlorophyllkörpern höherer Pflanzen.

Die Forscher, welche das beobachteten, heben selber hervor, daß es sich schon um Quellungs- und Zersetzungserscheinungen handeln könne. Man wird aber doch fragen müssen, was etwa solchen Bildern in der intakten Zelle zugrunde liege. Das ist bislang unklar.

Nicht in ihrer Form alteriert dürften die Röhrensysteme sein, aus welchen die Chromatophoren des Haematococcus aufgebaut sind (**1**, 209), ob das aber auch noch für die grünen Körnchen gelte, welche WOLLENWEBER für obige Gattung, MIGULA für Gonium u. a. beschreibt, wage ich nicht zu entscheiden.

Das Stroma der Chromatophoren ist keineswegs eine völlig starre Masse, es ist mehr oder minder leicht zu Umrißänderungen befähigt, und KÜSTER wie auch LIEBALDT vertreten sogar die Auffassung, daß die Farbkörper der Rotalgen sich fast im flüssigen Aggregatzustand befinden. Wieweit die Formänderungen aktiv von den Chromatophoren oder passiv durch das umgebende Plasma veranlaßt werden, steht nicht fest. Darüber hier zu diskutieren, scheint mir nicht angängig, auch nicht darüber, ob SENNS Auffassung zu Recht besteht, wonach besondere Organe des Plasmaleibes die Ortsveränderung der Farbstoffträger bedingen (s. a. SCHMITZ, KLEBS, STAHL, DE VRIES u. a.).

Am auffallendsten sind die von außen induzierten Formänderungen, und deshalb mag auf diese schon hier kurz hingewiesen sein. Bei intensiver

Besonnung ziehen sich nach Stahl die verlängerten, gewöhnlich fast spindelförmigen Chromatophoren der Vaucherien annähernd zu Kugeln zusammen, die Platten des Mesocarpus werden zu wurmförmigen Körpern, die Sternchromatophoren von Micrasterias und Zygnema kontrahieren die strahligen Fortsätze, die Bänder von Draparnaldia (Moore) ziehen ihre Fortsätze ein usw.

Klebs sah, wie sich die Chloroplasten der Euglena unter Einwirkung von gewissen Salzen usw. gegen die Zellmitte zurückzogen, und de Vries beschreibt Verkürzungen nebst Verschiebungen der Spirogyra-Bänder, ohne daß der Turgor der Zellen gelitten hätte. Die zuletzt erwähnten Veränderungen wurden im Winter gefunden, sie beruhten wohl auf den Wirkungen niederer Temperatur.

Höhere Wärmegrade veranlaßten in Hartmanns Versuchen ein Ausziehen der Spiralbänder bei Spirogyra und analoge Erscheinungen bei anderen Konjugaten, Dinge, die allerdings noch weiter durchexperimentiert werden müßten.

Liebaldt fand rasche Gestaltsveränderungen der Chromatophoren von Florideen bei Eintragen der Pflanzen in destilliertes Wasser, sie rundeten sich ab und zerfielen in mehrere Tropfen. Ähnliche Angaben finden wir auch sonst in der Literatur; es ist aber nicht immer ersichtlich, ob die fraglichen Körper nachträglich in den normalen Zustand zurückkehrten.

Seltener sind Mitteilungen über spontane Umrißänderungen. Schmitz erwähnt, daß er solche bei Melosira gefunden habe. Auch bei den Spirogyren dürften autonome Veränderungen an den Lappen der Chlorophyllbänder nicht selten sein.

## 5. Mitochondrien, Chondriosomen u. a.

Bekanntlich treten durch besondere Fixierungs- und Färbemittel bei zahlreichen Pflanzen unregelmäßig stäbchenförmige usw. Körper hervor, die den Namen Chondriosomen, auch Mitochondrien, Chromidialsubstanzen usw. erhalten haben. Ihr Schicksal und ihre Tätigkeit ist wenig geklärt, auf der einen Seite werden sie für besonders geformte Reservesubstanzen oder ähnliches gehalten, auf der anderen Seite aber bringt man sie mit den Chromatophoren in engste Beziehung, läßt diese direkt aus ihnen hervorgehen. Die Forscher, welche diesen Schluß ziehen, setzen sich damit in schärfsten Gegensatz zu Schmitz, Schimper, Arthur Meyer u. a., welche die Farbkörper aller Pflanzen nur durch Teilung auseinander hervorgehen lassen. E. W. Schmidt gab eine zusammenfassende Darstellung der Frage, Lundegardh, Guillermond, Rudolf, Lewitzky, Meves, Konrad Ludwig Noack, Friedrich, Dangeard, Alvarado u. a. behandelten sie kritisch und experimentell. Einstweilen ist die Mehrzahl der Forscher nicht geneigt, den Zusammenhang der Chondriosomen mit den Chromatophoren gelten zu lassen, und ich glaube auch, daß Vorsicht angebracht sei.

Für die Algen liegt noch wenig Material vor. Nicolosi-Roncati glauben bei den Fucaceen, Nicolosi auch bei den Florideen den fraglichen Zusammenhang nachgewiesen zu haben. Mangenot aber zeigt, daß in den Scheitelzellen wie auch in den jungen Oogonien von Fucus Chromatophoren und Chromidialsubstanzen scharf geschieden sind. Dasselbe findet er in den meisten Zellen von Florideen, nur in den Zygoten der Lemanea u. a. sah er einen Zerfall der Farbstoffträger in fast oder ganz farblose Stäbchen. Diese erscheinen auch in den sporogenen Fäden, um dann in den Carposporen wieder die normale Färbung anzunehmen. Hier sind also Chromatophoren und Chondrio-

somen schwer unterscheidbar, von einem Übergang der einen Form in die andere spricht auch MANGENOT nicht.

GUILLERMOND findet bei Konjugaten nichts, was auf Chondriosomen oder ähnliches schließen ließe. MOREAU dagegen findet überall etwas, was diesen wohl gleichen möchte, er sieht diese Körper z. B. bei Spirogyra überall in der Nähe der Chlorophyllbänder in besonderer Anordnung und beobachtet, daß sie sich um die Pyrenoide häufen; auch meint er, daß PALLAS Karyoide, Körper, welche ebenfalls den Chromatophoren von Mesocarpus u. a. außen aufsitzen und mit Jod-Eosin leicht färbbar sind, in diese Kategorie gehören. MIRANDE weist sie bei Chara zumal in den Internodialzellen nach, RIKER bringt die Chondriome dagegen mit den Kernen in Verbindung. SVEDELIUS findet Chromidialsubstanzen in den Zellen der Delesseria, LEWIS weist sie bei Griffithia nach, SCHILLER beobachtet ähnliches bei Antithamnion. Sie treten während der Kernteilungen auf, um später zu schwinden. Alle soeben genannten Autoren heben die Unabhängigkeit dieser Massen vom Kern hervor, deswegen natürlich, weil von gewissen Seiten, besonders von Zoologen, behauptet wurde, solche Gebilde entstammten den Kernen. Diese Dinge als Stoffwechselprodukte anzusprechen, ist schon möglich, aber keineswegs sicher; ob das auch bezüglich der éléments chromatiques extranucléaires angängig sei, welche MOREAU bei Vaucheria fand, ist weniger klar. Schon HEIDINGER, wie auch NADSON und BRÜLLOWA hatten eigenartige kleine färbbare Körper in den Schläuchen usw. der Vaucheria gesehen, MOREAU gibt an, daß diese gern in der Nähe der Chlorophyllkörper liegen und sich regelmäßig durch Einschnürung teilen. Im ganzen gewinnt man mit anderen Forschern den Eindruck, es möchten vorläufig noch recht verschiedene und im einzelnen noch zu studierende Gebilde unrechtmäßig miteinander in Zusammenhang gebracht sein. Auch hier dürften mikrochemische Reaktionen zu wenig versucht sein.

### 6. Die Farbstoffe der Chromatophoren

zu behandeln, erschien in der ersten Auflage dieses Buches noch recht dornenvoll, heute ist die Sache dank den Untersuchungen von WILLSTÄTTER u. a. erheblich vereinfacht. Da CZAPEK alles zusammengestellt hat, fasse ich mich kurz.

Die grünen Algen führen das Chlorophyll a und b ungefähr in demselben Verhältnis wie die höheren Pflanzen; dazu kommen die Karotinoide: Karotin ($C_{40}H_{56}$) mit Xanthophyll ($C_{40}H_{56}O_2$). Bei Ulva machen die letzteren ungefähr ein Drittel der gesamten Farbstoffmenge aus (WILLSTÄTTER).

Bei den Heterocontae in noch größerem Umfange auftretend, veranlassen sie hier die gelbgrüne Färbung (1, 23) und bedingen weiterhin das Umschlagen jener Nüancen in blaugrün, sobald man anorganische Säuren einwirken läßt. BOHLIN (1, 23) sieht in dieser Reaktion ein charakteristisches Merkzeichen der Heterocontengruppe.

Nichts anderes als Karotin ist aber nach ZOPF auch der Farbstoff, den COHN bei seiner gründlichen Bearbeitung des Haematococcus (1, 210) mit dem Namen Hämatochrom belegte, den ROSTAFINSKI später studierte, und der in zahllosen Arbeiten Erwähnung findet (s. a. CZAPEK). Das Hämatochrom alias Karotin färbt sich mit Jod, wie auch mit Eisenchlorid dunkelblaugrün (s. z. B. KLEBS), mit Salz-, Schwefel- und anderen Säuren tiefblau. Die Substanz bedingt z. B. die Färbung der Euglena sanguinea, der Haematococcen und vieler ähnlicher Formen; sie ist reichlich vorhanden bei den verschiedenfarbigen Chroolepideen, sie ist die Ursache der Rotfärbung des Augenfleckes

beweglicher Algenzellen nicht minder wie die der roten Zygoten und Dauerzellen in allen Regionen des Chlorophyceenreiches. Sicher ist freilich nicht, ob immer ein und dasselbe, oder ob mehrere, wenig verschiedene Karotine vorliegen.

Dort wo Öle und Fette gegeben sind, wie in den Zygoten oder in Chroolepuszellen, wird das Hämatochrom in diesen gelöst, in anderen Fällen erscheint es als feste Masse mit und ohne Beziehung zu den Chromatophoren. Einzelheiten sind mir, und ich glaube auch anderen, nicht klar.

Zu übersehen ist auch bislang wohl kaum, wie weit Chlorophyll das Material zur Bildung des Karotins liefert. Nur soviel scheint sicher, daß ersteres niemals ganz verschwindet, denn ENGELMANN konnte dasselbe auch in scheinbar rein gelben Zygoten sowohl spektroskopisch als auch physiologisch nachweisen.

Nach PRINGSHEIM hängt die Hämatochrombildung ab von dem Gehalt der Umgebung an geeigneten Stickstoffverbindungen. Stickstoffreichtum bedingt bei Haematococcus pluvialis eine derartige Rückbildung des Hämatochroms, daß die Zellen fast rein grün erscheinen. In dem Maße als sich die Nährlösungen erschöpfen, gehen aus jenen grünen Zellen allmählich rote hervor; das stimmt mit den in **1**, 210 erwähnten Versuchen von REICHENOW überein.

Die braunen Algen werden grün in dem Augenblick, in welchem die Zellen abgetötet oder nur geschädigt werden, z. B. durch Einbringen in Alkohol, Ätherdampf, heißes Wasser usw. Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen schloß MOLISCH, daß jene Algen in vivo einen braunen Farbstoff (Phaeophyll) enthalten, der erst nach dem Tode in Chlorophyll übergeht. Allein durch die Arbeiten von SORBY, TSWETT, CZAPEK und KYLIN, besonders auch die von WILLSTÄTTER und PAGE ist klar erwiesen, daß dem nicht so sei. Die Phaeophyceen führen in ihren Chromatophoren das Chlorophyll a in großer, das Chlorophyll b in recht geringer Menge. Daneben erscheinen wie üblich Karotin und Xanthophyll, diese aber werden von einem weiteren Karotinoid, dem Phycoxanthin (Fukoxanthin) ($C_{40}H_{56}O_6$) begleitet. Letzteres ist sogar reichlicher vorhanden als die beiden ersten; es verdeckt offenbar das Chlorophyll solange die Zelle lebt. Durch diese klaren Befunde werden die Angaben von MILLARDET, HANSEN u. a. über das Phycophaein, von GAIDUKOV über das Phycochrom hinfällig, ebenso manche andere Bezeichnungen und Befunde, z. B. von REINKE und SCHÜTT, wenn sie vielleicht auch teilweise das richtige getroffen haben.

Ganz ähnliches wiederholt sich nun offenbar bei Diatomeen, Dinoflagellaten und Chrysomonaden. Das geht aus den Angaben von KRAUS, und MILLARDET, von ASKENASY, SORBY, SMITH, NEBELUNG, SCHÜTT, GAIDUKOV, CORRENS, KOHL u. a. hervor. Überall Chlorophyll mit Xanthophyll und Karotin, außerdem ein wasserlöslicher, etwa brauner Farbstoff. Dieser aber soll nicht überall derselbe sein. Das Diatomin der Bacillariaceen weiche von dem Farbstoffe der Ectocarpeen ab, sei aber nach CORRENS identisch mit dem Farbstoffe der Naegeliella; GAIDUKOVS Phycochrysin aus Chromulina wird wieder als etwas Besonderes angesehen und das Phycopyrrin (SCHÜTT) der Peridineen hat vielleicht ebenfalls eine abweichende Zusammensetzung. Der Farbenton ist auch in der letzterwähnten Gruppe anders als bei Diatomeen usw. Allein es häufen sich neuerdings doch die Eindrücke (s. CZAPEK), wonach es sich hier überall um Phycoxanthin oder um ein diesem nah verwandtes Karotinoid handle. Erwiesen ist das freilich noch nicht.

Die Florideen geben, das ist allbekannt, einen roten Farbstoff ab, welcher in Wasser löslich ist. ROSANOFF hat bereits alles Wesentliche darüber angegeben, später haben REINKE u. a. die Prozesse von neuem studiert. Vorbedingung für das Austreten des Farbstoffes ist Tötung der Zelle, mag diese nun durch Alkohol, siedendes Wasser, Quetschung, durch Ätherdämpfe, durch andere Gifte oder durch sonstige unkontrollierbare Schädigungen erfolgen. In diesen Fällen tritt der rote Farbstoff langsam aus den Chromatophoren in den Zellsaft, während die ersteren rein grün werden. Weiterhin diffundiert das Phycoerythrin, wie der Farbstoff seit KÜTZING heißt, in das umgebende Wasser und kann so in Lösung gewonnen werden. Natürlich geht die Sache rascher, wenn man die frischen Pflanzen in der Reibschale bearbeitet.

Die wässerige Lösung fluoresziert orange und zeigt dann einen Farbenton, der wohl am besten mit mennigrot verglichen werden kann. Dieselbe Fluoreszenz tritt natürlich auch an den Algen selbst auf, wenn sie absterben, sie rührt aber nicht bloß von dem geröteten Zellsaft her, sondern auch von den getöteten Chromatophoren, welche anfänglich noch einen Teil des Phycoerythrins enthalten. Getrocknete Florideen fluoreszieren auch dann nicht, wenn sie vorher diese Erscheinung vorübergehend zeigten.

Die nach Abgabe des Phycoerythrins grün werdenden Rhodoplasten enthalten (HANSEN, KYLIN u. a.), das ist so gut wie sicher, die grünen und gelben Farbstoffe höherer Pflanzen und grüner Algen (s. a. MARCHLEWSKI).

HANSEN, MOLISCH (s. a. HANSON), KYLIN ist es in steigendem Maße geglückt, das Phycoerythrin in Kristallen zu erhalten, durch Aussalzen, durch Behandlung mit Ammonsulfat usw. Die erhaltenen Kristalle (gleichbedeutend mit dem von CRAMER, KLEIN u. a. beschriebenen Rhodospermin) sind quellbar, erweisen sich also als Kristalloide, und zwar als solche einer Eiweißverbindung. Diese kann in eine Eiweiß- und eine Farbenkomponente (KYLIN) gespalten werden.

Das alles gilt für zahlreiche besonders schön gefärbte Arten, wie Delesseria, Nitophyllum, auch für Plocamium, Antithamnion usw. In anderen Vertretern unserer Gruppe ist zwar auch Phycoerythrin zugegen, aber in einer Modifikation, welche keine oder keine nennenswerte Fluoreszenz zeigt, sobald man sie im rohen Zustand vor sich hat. Es handelt sich um Rhodomeleen wie Polysiphonia, Rhodomela u. a. Solche Formen werden denn auch bei Absterben der Zellen nicht mennigrot wie die früher beschriebenen.

In der ersten Auflage unseres Buches hatte ich auf Grund der Beobachtungen von NOLL betont, daß neben dem Phycoerythrin in nicht wenigen Florideen ein blauer Farbstoff vorhanden sein müsse, und nach NOLLS Vorgang hatte ich die mannigfaltigen Färbungen der Rotalgen erklärt aus den Kombinationen grüner, roter, blauer Farben unter der Annahme, daß bald alle drei, bald nur deren zwei in wechselnder Menge zugegen seien. Die neueren Untersuchungen haben das bestätigt, besonders KYLIN zeigte (s. a. MOLISCH), daß in den Florideenzellen vielfach zugegen sei das Phycocyan wie das Phycoerythrin, ein Eiweißstoff und in vielen Reaktionen diesem ähnlich, also wohl nahe verwandt. Dieser Körper tritt in drei Modifikationen auf, die MOLISCH hervorhob, nämlich blaugrün, blau und blauviolett.

Zu den Florideen, welche Phycocyan enthalten, gehört nach KYLIN u. a. Ceramium rubrum, hier ist aber dieser Stoff noch in geringer Menge vertreten; Phycoerythrin und Phycocyan verhalten sich etwa wie 10:1, deshalb erscheint diese Alge noch fast rein rot. Tief braunrot dagegen erscheinen, auch rotviolett usw. sind meistens gefärbt Porphyra, Bangia, Dumontia, Chondrus, Phyllophora u. a. In ihnen ist das Phycocyan

erheblich vermehrt. Die später zu erörternden Farbenabweichungen, welche zu verschiedenen Jahreszeiten und an verschiedenen Orten an der gleichen Rotalge auftreten, müssen dann auf wechselnder Mischung der Farbstoffe beruhen; die einen schwinden, die anderen erscheinen.

Die blaugrünen Batrachospermum-Arten entbehren wahrscheinlich des Phycoerythrins ganz, neben dem Chlorophyll und den Karotinoiden wird nur Phycocyan entwickelt. Einige weitere Färbungen sind noch nicht ganz geklärt.

Von Interesse ist nun, daß auch bei grünen Algen neben dem Chlorophyll und Karotin andere Farbstoffe vorkommen können, die mit dem Florideenrot identisch oder nahe verwandt sind. Hansen fand, daß Bryopsis disticha einen roten Farbstoff enthält, welchen man durch Auskochen mit Wasser erhalten und durch Alkohol in Kristallaggregaten niederschlagen kann. Das spricht allerdings für Phycoerythrin, und so würde auch erklärlich, daß die etwas unrein grüne Färbung mancher Bryopsis-Arten durch Erwärmung in eine normale Nuance überführt werden kann. Ein roter Farbstoff tritt ferner bei Bryopsis auf, wenn die Spermatozoiden gebildet werden. Er findet sich dann deutlich in den großen Vakuolen der Fiederzweiglein. Ob er mit dem von Hansen gefundenen identisch ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Auch bei den braunen Gattungen Taonia und Dictyota konnte Hansen Florideenrot in geringen Mengen demonstrieren.

Boresch findet bei der Luftalge Palmellococcus miniatus var. porphyrea ein Phycoerythrin, das mit demjenigen mancher Blaualgen übereinstimmt. Er will nicht anerkennen, daß alle diese Stoffe mit demjenigen der Florideen genau übereinstimmen. Wille jedoch glaubt das bewiesen zu haben. Phipson wieder erklärt den roten Farbstoff der Palmella cruenta als ein Gebilde sui generis und spricht von „Palmellin". Ich kann mich des Eindruckes nicht erwehren, daß hier überall zum mindesten sehr ähnliche Substanzen vorliegen.

Ob und welche genetische Beziehungen zwischen den hier behandelten Farbstoffen bestehen, ist heute kaum zu sagen. Kylin hält Phycoerythrin und Phycocyanin für nahe verwandt und faßt sie unter dem Namen Phycochromoproteide zusammen. Erneut betont er (s. a. Molisch), daß Verwandtschaft mit dem Hämoglobin gegeben sei, wenn auch die Metallkomponente den Farbstoffen fehle. Ist das richtig, so fehlen auch die Beziehungen zum Chlorophyll nicht ganz, denn Schunck, Marchlewski und besonders Willstätter haben ja auf die Anklänge in den Abbauprodukten beider Stoffe experimentell hingewiesen.

Bleibt hier noch manches zweifelhaft, so kann auch noch kein sicheres Urteil darüber gewonnen werden, wie die einzelnen Farbstoffe nun in den Chromatophoren verteilt sind. Schon oben wurde die Hansensche Auffassung abgelehnt, wonach die braunen und roten Farbstoffe an anderer Stelle im Farbkörper liegen als die grünen, und damit fallen auch wohl die Nollschen Versuche, die Dinge an einem Farbenkreisel zu demonstrieren, oder der Apparat von Hansen, in welchem ineinandergesetzte Bechergläser verschiedenfarbige Lösungen erhielten. Diese Fragen sind nun so schwieriger zu beantworten, als wir bislang nicht wissen, welche Veränderungen die Farbstoffe beim Abtöten und Extrahieren der Zellen erfahren. Man ist sich darüber einig, daß fundamentale Zersetzungen nicht vor sich gehen, ob aber nicht leichte Bindungen aufgehoben werden, steht wohl dahin — man vergleiche darüber Reinke.

Hand in Hand mit den Versuchen, der Farbstoffe in den Pflanzen auf chemischem Wege habhaft zu werden, sind von jeher spektroskopische

Untersuchungen an Lösungen wie auch an intakten Pflanzenteilen gegangen; sie bilden eben eines der Mittel zu ihrer Erkennung. Natürlich sollen hier nicht alle Untersuchungen früherer Jahre aus der „Bänderlehre", die zeitweilig so lebhaftes Interesse erweckten, wiederholt werden, ich verweise auf die Handbücher von SACHSSE und PFEFFER, auf TSCHIRCH, HANSEN, ENGELMANN, REINKE, GAIDUKOV und WILLSTÄTTER. Immer mehr ist die qualitative Beobachtung der Spektren in den Hintergrund getreten und hat einer quantitativen Bestimmung der Absorptionskoeffizienten Platz gemacht. ENGELMANN ging darin wohl voran.

Das Absorptionsspektrum lebender grüner Algen wie grüner Pflanzen überhaupt, ist ja gekennzeichnet durch ein scharfes Band im Rot, zwischen

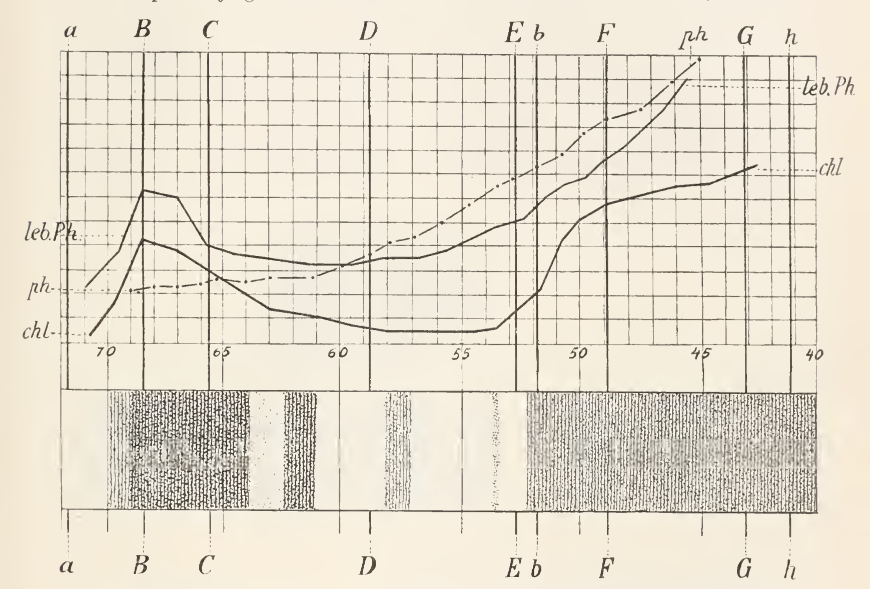



**Fig. 625 n. REINKE u. SCHÜTT. Unten Absorptionsspektrum lebender Blätter. Oben Absorptionskurven, und zwar: *chl* von leb. *Monostroma*, *leb. Ph.* von leb. *Phyllitis*, *ph* von Phycoxanthinlösung.**

den Linien *B* und *C*, und durch eine starke Endabsorption des Blau. Daneben treten an dickeren Schichten von Blättern usw. einige kleinere Bänder hinzu, die aus der Figur ebenso ersichtlich sind, wie die Längen der Wellen, welche absorbiert werden (Fig. 625).

Die aus den Absorptionskoeffizienten resultierende Kurve ist in Fig. 625 oben (*chl*) wiedergegeben und bedarf kaum der Erläuterung.

Die Absorptionsspektra der bunt gefärbten Algen müssen nun das Spektrum des Chlorophylls mit dem der anderen Farben (gelb, rot usw.) kombiniert enthalten, wenn die oben ausgesprochene Meinung richtig ist, wonach die verschiedenen Farbstoffe höchstens in lockerer Bindung miteinander vereinigt sind.

Das trifft nun tatsächlich zu. Das Phycoxanthin ist spektroskopisch wenig charakteristisch; es zeigt, wie viele gelbe usw. Farbstoffe, in erster

Linie eine Absorption des Blau; einige schwache Bänder sind nach Schütt, Hansen und Gaidukov außerdem vorhanden.

Danach ergibt sich weiter als Absorptionskurve die in Fig. 625 (*ph*) nach Schütt reproduzierte (Phycoxanthin von Desmarestia, in Wasser ge-

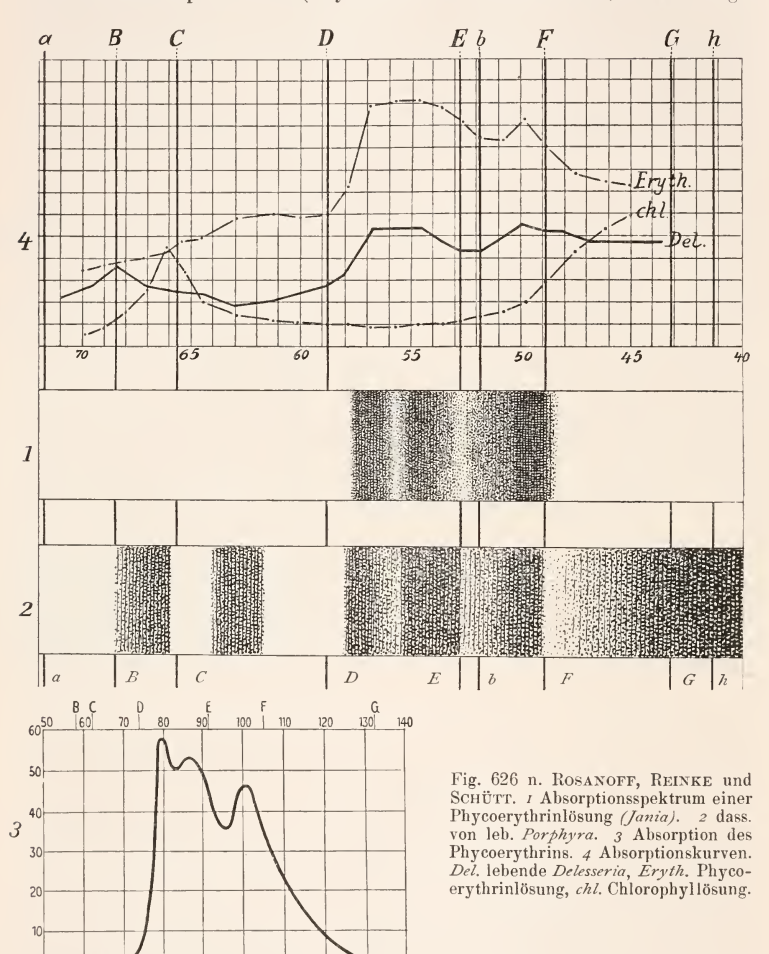



Fig. 626 n. Rosanoff, Reinke und Schütt. *1* Absorptionsspektrum einer Phycoerythrinlösung *(Jania)*. *2* dass. von leb. *Porphyra*. *3* Absorption des Phycoerythrins. *4* Absorptionskurven. *Del.* lebende *Delesseria*, *Eryth.* Phycoerythrinlösung, *chl.* Chlorophyllösung.

löst), welche indes trotz ihrer Einfachheit sofort ihren Einfluß auf die Gesamtabsorption brauner Algen zu erkennen gibt, das geht aus einem Vergleiche der beiden anderen Kurven leicht hervor, deren eine die Absorption einer lebenden Phyllitis, deren andere, wie bereits erwähnt, das gleiche bei Monostroma wiedergibt. Während die Absorption grüner und brauner Algen

danach in der weniger brechbaren Hälfte des Spektrums fast übereinstimmt, weicht sie in der anderen nennenswert ab.

Das Spektrum der Diatomeen ist dem der Phaeophyceen ungemein ähnlich.

Ebenso läßt sich die Kombinierung der Spektren bei den Florideen nachweisen. Schon ROSANOFF konnte zeigen, daß der Lösung des Phyco-

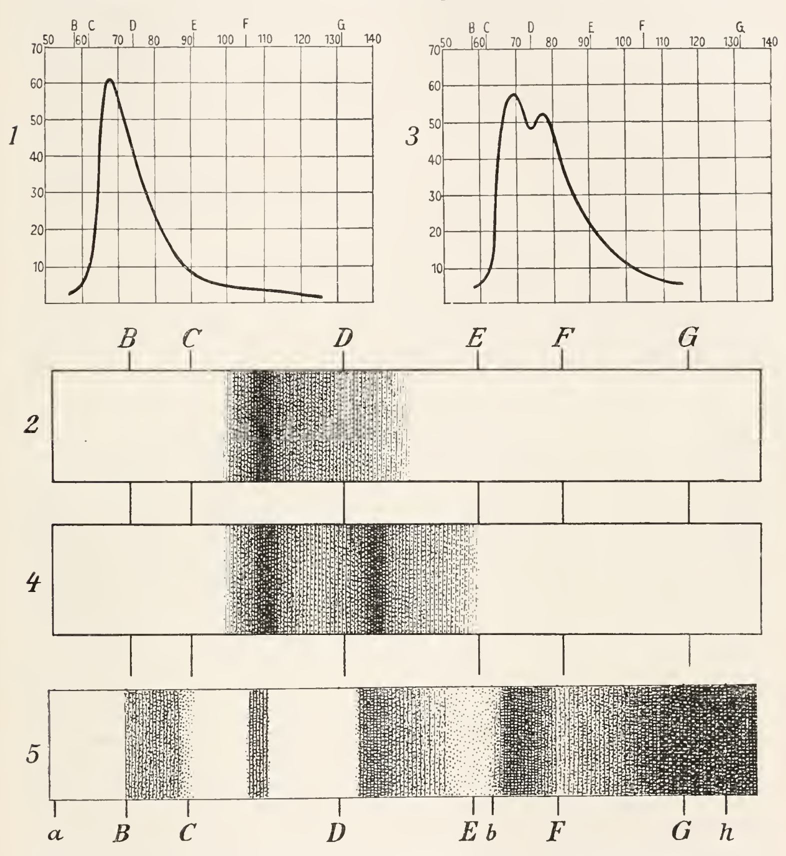



Fig. 627 n. KYLIN und ROSANOFF. *1* Absorptionskurve, *2* Absorptionsspektrum des blaugrünen Phycocyans. *3*, *4* Dass. vom blauen Phycocyan aus *Batrachospermum*. *5* Absorptionsspektrum von leb. *Batrachospermum*.

erythrins drei Absorptionsstreifen zukommen, deren Lage aus Fig. 626, *1* ersichtlich ist. Hatte auch jener Forscher kaum ganz reine Lösungen vor sich, so bestätigten doch SCHÜTT und vor allem KYLIN seine Angaben; von letzterem rührt die in Fig. 626, *3* gezeichnete Absorptionskurve her. Die Auslöschung erfolgt also im wesentlichen in Grün. Bei größerer Schichtendicke der Lösung wird alles Grün absorbiert.

Die rein roten Florideen zeigen demgemäß die Streifen und Bänder des Chlorophylls im Absorptionsspektrum, außerdem die drei Bänder des Phycoerythrins etwa so, wie Fig. 626, *2* das angibt. Besser noch geht die Kombinierung beider Anteile aus der Kurve Fig. 622, *4* hervor, welche für die rein rote Delesseria ausgearbeitet worden ist.

Fig. 626, *2* stellt keine rein rote Floridee, sondern das Absorptionsspektrum der Bangiacee Porphyra dar. Dieses dürfte schon durch Phycocyan beeinflußt sein. Eine Modifikation dieses Farbstoffes zeigt nach KYLIN (Fig. 627, *1*, *2*) ein Band zwischen *C* und *D*, eine andere führt ein weiteres zwischen *D* und *E* (Fig. 627, *3*, *4*). Das Spektrum der Porphyra (Fig. 626, *2*) dürfte schon durch Phycocyan beeinflußt sein. Ganz klar tritt das bei Batrachospermum (Fig. 627, *5*) hervor. Hier fehlt das für Phycoerythrin so charakteristische mittlere Band in Grün, den Vertretern dieser Gattung geht ja auch der rote Florideenfarbstoff fast ganz ab. Einige der in Fig. 626 und 627 wiedergegebenen Spektren stammen aus älterer Zeit; ich habe sie beibehalten, weil auch erneute Untersuchungen im Prinzip kaum neues bringen werden, soweit man sehen kann.

Nachgetragen mag dann noch sein, daß die Fluoreszenz der toten Florideen und der Phycoerythrinlösung nach SCHÜTT in erster Reihe erregt wird durch Strahlen, deren Wellenlängen zwischen $\lambda = 600—486$ liegen, das Fluoreszenzlicht besteht in erster Linie aus gelben Strahlen, welche der Linie *D* benachbart sind ($\lambda = 590—560$).

## 7. Vakuolen.

Die in der Überschrift genannten Bestandteile der Algenzellen bieten vielfach nichts Besonderes gegenüber denen anderer Pflanzen. Sie haben bei den meisten kleinzelligen Vertretern unserer Gruppe die übliche Form und Anordnung; bei den Sphacelarien und Tilopterideen bedingen sie in Verbindung mit dem Plasma das schaumige Aussehen der Zellen, das wir in **2**, 85 abbildeten, und erst bei den Siphonales und Siphonocladiales treten sie uns in einer ungewohnten Größe, entgegen. Freilich auch sie werden eventuell noch von Plasmamassen durchsetzt. Ich erinnere an die Plasmastränge der Caulerpen und weise darauf hin, daß WENT bei Chaetomorpha Plasmalamellen fand, welche die Zentralvakuole großwabig durchsetzen; BERTHOLD sah in anderen Fällen ähnliches, und so drängt sich die Frage auf, ob diese Erscheinungen nicht häufiger sind, als man jetzt annimmt. Jedenfalls zeigen sie, daß die uns bei braunen und grünen Algen entgegentretenden Bilder sich nicht so übermäßig fern stehen.

DE VRIES hat nun bekanntlich die Auffassung verteidigt, daß die glashelle Plasmaschicht, welche Vakuole und Zellplasma sondert, ein Organ sui generis sei, das nicht bloß relativ selbständig ist, sondern sich auch nur durch Teilung vermehrt. Er schloß das u. a. aus Versuchen mit Spirogyra, in welchen er auf diese eine 10%ige Salpeterlösung längere Zeit einwirken ließ. Unter diesen Umständen ballte sich das Zytoplasma zu Klumpen, die Vakuolenwand aber blieb nicht bloß erhalten, sondern auch durch den Zellsaft gespannt. Solche Vorgänge lassen sich auch im natürlichen Verlauf der Ereignisse beobachten. Wir sehen (S. 108ff.), daß bei Bildung von Zoosporen und Gameten die Vakuolenwand keine Verwendung findet, sie liefert die Blase, welche bei Bryopsis (**1**, 406), bei Protosiphon (**1**, 262, Fig. 173), Acetabularia (**1**, 377, Fig. 246) so deutlich in die Erscheinung tritt.

Geht nun auch aus solchen Befunden eine gewisse Selbständigkeit der Vakuolenwand hervor, so glaube ich doch nicht, daß sie im Sinne DE VRIES'

als ein besonderes Organ der Zelle, als ein „Tonoplast“ fungiere. Diese Auffassung scheint mir durch Pfeffer widerlegt zu sein.

Went hat aber den Nachweis versucht, daß in die Fortpflanzungszellen der Algen mindestens eine Vakuole aus der Mutterzelle eingehe. Diese Forderung ist unerläßlich für zahllose Phaeophyceen und Florideen, bei welchen die Mutterzelle in die Bildung der Töchter restlos aufgeht, z. B. in den plurilokulären Sporangien, in den Tetrasporangien usw. Anders aber liegen die Dinge bei den Chlorophyceen. Hier werden die Schwärmer aus dem Plasma herausmodelliert (S. 103), ohne daß die Wand der Hauptvakuole berührt würde. Das betont Klebs in einer Entgegegnung gegen Went. Enthalten also die Schwärmeranlagen von Cladophora, Codium usw. wirklich Vakuolen, wie Went angibt, dann können diese höchstens in dem Zytoplasma vorgebildet sein, das die Schwärmer liefert. Das aber ist von Went nicht genau verfolgt.

Gut fundiert aber kann die ganze Hypothese nur werden, wenn auch Herkunft und Verbleib der pulsierenden Vakuolen aufgezeigt wird.

Aus Band 1 ist zur Genüge ersichtlich, daß diese Organe bei den verschiedenfarbigen Flagellaten und bei den Volvocales, besonders bei den niederen Gliedern der Reihe vorkommen. Außerdem erzählen wir auf S. 94 von dem Vorhandensein derselben in Schwärmern, mögen dieselben geschlechtlich oder ungeschlechtlich sein. Zoosporen und Gameten führen oft nur eine pulsierende Vakuole, die Volvocinen besitzen sehr häufig deren zwei.

Wie nun die Genese jener Hohlräume sich bei der Bildung und der Keimung von Schwärmern, oder bei der Kopulation von Gameten gestaltet, darüber liegen irgendwie nennenswerte Angaben nicht vor; relativ am besten bekannt sind die nierderen Glieder der Volvocinenreihe. Wo zwei Vakuolen gegeben sind (z. B. bei Pyramimonas), gibt Dill an, daß jede Tochterzelle eine Vakuole erhalte, und daß dann neben dieser älteren jeweils eine neue entstehe. Wo nur ein Organ der genannten Art vorhanden ist, scheint mir dasselbe, wenigstens häufig, schon vor Beginn der Teilung verdoppelt zu werden. Doch liegen auch darüber wirklich genaue Angaben meines Wissens nicht vor, vor allem wird nicht mitgeteilt, ob jene Verdoppelung durch Teilung oder durch Neubildung geschieht.

Daß die am Vorderende der erwähnten Zellen liegenden Vakuolen wirklich pulsieren, hat, soviel ich sehe, Cohn zuerst an Gonium beobachtet. An unzweifelhaften Tieren kannte man ja den Vorgang längst, und es ist nicht ohne Interesse, zu lesen, wie unser Autor von einer Beobachtung überrascht war, die wir heute für fast selbstverständlich halten. Später häufen sich dann die Angaben bei Cienkowski, Dodel, Strasburger und vielen anderen so, daß wir der Zitate überhoben sind; ich verweise nur auf Pfeffers Zusammenstellung, auf Bütschli, Hertwig, Paschers Süßwasserflora u. a.

Die fraglichen Vakuolen besorgen, das ist jetzt genügend bekannt, die Zusammenziehung (Systole) ziemlich rasch, die Ausdehnung (Diastole) verhältnismäßig langsam. Dabei wird der Inhalt (wässerige Lösung) in das umgebende Plasma ausgestoßen, später aber entsprechende Substanz wieder aufgenommen. Viele Vakuolen entschwinden nach vollendeter Systole völlig der Beobachtung, andere werden nur erheblich verkleinert, bleiben aber immer als solche erhalten. Ein Mittelding bilden vielleicht die Vakuolen der Carteria; diese büßen zunächst etwa zwei Drittel ihres Volumens ein, dann folgt eine kurze Pause, und nun erst wird die Vakuole vollends unsichtbar.

Je nach dem Standpunkte, den man in der Vakuolenfrage überhaupt einnimmt, wird man das Unsichtbarwerden verschieden deuten. Nach

Bütschli ist die in der Diastole auftretende Vakuole ein völlig neues Gebilde, das mit der in der Systole verschwundenen nichts zu tun hat. Das geben natürlich de Vries und seine Anhänger nicht zu, auch Hertwig widerspricht dem. Pfeffer nimmt einen vermittelnden Standpunkt ein, indem er vermutet, daß die Vakuolenhaut in einem Fall erhalten bleibe, im anderen nicht. Experimentell ist Sicheres nicht erwiesen.

Das Pulsieren der Vakuolen erfolgt ziemlich rasch; von einer Systole zur anderen vergehen bei Ulothrix-Schwärmern (Dodel, Strasburger) 12—15 Sekunden, bei Draparnaldia-Zoosporen 28—30 Sekunden (Dodel), bei Gonium wechselnd 26—60 Sekunden (Cohn) usw. Wo zwei Vakuolen gegeben sind, pflegt die Kontraktion abwechselnd zu erfolgen, wie das Cohn nett beschreibt. Doch kann die Sache an demselben Objekt variieren, z. B. erwähnt Cienkowski, daß bei seinen „Gloeocapsen" (ruhenden Chlamydomonaszellen) die beiden Vakuolen bald abwechselnd, bald gleichzeitig pulsierten.

Die Bewegungsgeschwindigkeit hängt u. a. von der Temperatur ab, nach Kanitz folgt sie dem van't Hoffschen Gesetz

Alle die erwähnten Vakuolen der Grünalgen sind relativ einfache Bildungen und solche kehren auch bei den niedersten Chrysomonaden wieder, bei Hymenomonas aber und bei manchen seiner Verwandten ist bereits ein komplizierteres Vakuolensystem zu verzeichnen (**1**, 13). Mehrere Hohlräume der genannten Art differenzieren sich in der Diastole, vereinigen sich aber in der Systole zu dem einen großen Gebilde, das so auffallend am Vorderende der Zelle liegt. Bei den Chryptochrysideen (**1**, 37) zeigt sich bereits die charakteristische Vakuole der Dorsalseite, welche im ganzen Verwandtschaftskreise so ungemein auffällt. Sie mündet in die Furche, welche offenbar zeitweilig ihren Inhalt aufnimmt. Das führt dann hinüber zu den Euglenen, deren Vakuolen schon dadurch verwickelter erscheinen, daß die Pellicula (**1**, 45) bis in den engen Kanal am Mundende hineinreicht, während allerdings die große Blase mit einfacher Plasmawand versehen ist. Klebs schildert uns unter Würdigung der älteren Literatur die Vorgänge (s. a. Hamburger). Wir sprachen schon in **1**, 45 von den Haupt- und Nebenvakuolen. Die letzteren sind durch die Verschmelzung mehrerer kleiner Vakuolen (Vakuolen 3. Grades) entstanden, sie selbst aber vereinigen sich mit der Hauptvakuole, indem die beide trennende Plasmalamelle reißt. Nach der Verschmelzung rundet sich das Ganze ab und kontrahiert sich wieder zur normalen Größe der Hauptvakuole. Während jenes Prozesses entstand schon eine neue Nebenvakuole, diese ereilt etwa 30 Sekunden später dasselbe Schicksal, und so geht die Sache fast ins Endlose weiter. Bei dem geschilderten Vorgang muß Wasser ausgestoßen werden, das sich vielleicht durch den Trichter am Vorderende entleert.

Die Hauptvakuole vermehrt sich durch Teilung, ihre Wandung ist nach Klebs relativ fest, das Ganze ziemlich lebenszäh, denn auch beim Absterben der Euglenen oder bei Schädigungen derselben bleiben die Vakuolen relativ am längsten erhalten und tätig. Daraus schließt Klebs wohl mit Recht, daß diese Vakuolen tatsächlich zu einem spezifischen Organ des Zellenleibes geworden sind.

Ähnlich, wenn auch nicht so ausgeprägt, dürften die Verhältnisse bei Hymenomonas, Cryptomonaden usw. liegen.

Am mächtigsten entwickelt ist das Vakuolensystem in Gestalt der Pusulen bei den Peridineen. Wir haben über dieselben in **1**, 73 berichtet, aus unserer dort gegebenen Schilderung sind auch die Anklänge an die vorerwähnten Gruppen ersichtlich.

Wo derart ausgeprägte Vakuolensysteme gegeben sind, werden dieselben bei der Vermehrung durchgeteilt und dann findet eine Ergänzung der verloren gegangenen Teile statt.

Die Funktion der einfachen, wie der verwickelt gebauten Vakuolen ist keineswegs geklärt. Herfs sucht darzutun, daß sie bei den Protozoen ein Schutzorgan gegen Aussüßung darstellen. Ich vermag ihm nicht zu folgen (Sassi).

Der Vakuoleninhalt besteht bei Süßwasseralgen, soviel man weiß, aus der üblichen Lösung von Salzen usw., bei Meeresalgen muß er modifiziert sein, davon berichten wir später und weisen hier nur auf Clark, Lepicque u. a. hin, welche über Säuregehalt, Salzkonzentration usw. einiges berichten.

Im Zellsaft gelöste Farbstoffe sind nicht selten, sie bedingen die Färbung mancher Mesotaenien und anderer Konjugaten (Phycoporphyrin, Lagerheim) (**1**, 85), mancher Schneealgen (s. unten), der Blasen in den männlichen Fiedern von Bryopsis (**1**, 407) usw.

An abweichenden Inhaltsbestandteilen wird von Reinke und Kuckuck Schleim in den „Waben" der Tilopterideen, speziell in den Monosporen angegeben. Die Erscheinung ist vielleicht weiter verbreitet.

Nicht selten wurde auch Gerbsäure in den Vakuolen wahrgenommen, leider ist aber auch bei den Algen der Begriff Gerbstoff und Gerbsäure ebensowenig präzis wie bei den höheren Pflanzen.

Am besten sind wohl Konjugaten untersucht. Spirogyra zeigt nach de Vries u. a. in ihren Vakuolen reichlich eisenbläuenden Gerbstoff. Pfeffer und Büttner bestätigten das; letzterer wies ihn durch stark verdünnte Eisenlösungen in der lebenden Zelle nach, und ersterer demonstrierte ihn elegant auf Grund der Speicherung von Methylenblau, das er in 0,0001%iger Lösung anwandte; er kam auch auf die Fällung der Gerbsäure durch Ammoniumkarbonat zurück, welche ebenfalls in der lebenden Zelle, verdünnte Lösungen des Reagens vorausgesetzt, erfolgt. Die Fällung verschwindet in reinem Wasser und noch rascher und leichter z. B. in 0,02%iger Zitronensäure. Die Gerbsäure dürfte nach Pfeffer an Eiweiß gebunden sein.

Nicht alle Beobachter fanden Gerbsäure bei Zygnema cruciatum u. a., doch dürfte sie hier mindestens zeitweilig vorhanden sein.

Sind mehrere Vakuolen ausgebildet, so scheinen nicht alle gleichmäßig den Gerbstoff zu enthalten, was ja verständlich wäre.

Aber auch nicht alle Zellen eines Algenfadens zeigen die Reaktion gleichmäßig, und einzelne derselben sind wohl zu gewissen Zeiten ganz frei von Gerbstoff. So gibt z. B. Penington an, daß in Spirogyrafäden der Gerbstoff zunächst zunehme, wenn sie sich zur Kopulation vorbereiten, daß er aber ganz schwinde, wenn erst die Kopulationsfortsätze sich berührt haben.

Ferner führen nicht einmal alle Konjugaten Gerbstoff in den großen Vakuolen, er wurde z. B. vermißt bei Cosmarium und Pleurotaenium.

Für andere Algengruppen gilt gleiches, und wenn auch für einzelne Arten von Conferva, Draparnaldia, Oedogonium, Vaucheria, Rhizoclonium, Nitella, Volvox, Dasycladus usw. Gerbsäure angegeben wird, so scheint sie doch auch sehr häufig bei denselben, sicher bei anderen Spezies zu fehlen. Allgemein wurde dieselbe bei Cladophora vermißt (vgl. z. B. de Wildeman). Reichlich Gerbstoff führen nach Sauvageau die Cutleriaceen usw. (vgl. auch Klercker, Schnetzler).

Die Rolle des Gerbstoffes im Stoffwechsel ist auch für die Algen unklar, ökologisch sprach ihn Stahl als Schutzmittel gegen Tierfraß an.

Das alles gilt für die großen Vakuolen. Gerbsäure wird aber weiterhin gefunden in den sogenannten Gerbstoffbläschen. Nicht umstrittener Typus dafür scheint mir Zygnema zu sein, an welches sich wohl Mesocarpus anschließt. Dieselben wurden von Pringsheim erwähnt, dann von Pfeffer, Klebs u. a. untersucht; sie sind nach Pfeffer durch Methylenblau-Speicherung zu demonstrieren und mit den übrigen Reagenzien sicher nachzuweisen. Neben Gerbstoff ist auch hier Eiweiß vorhanden. Die Bläschen liegen in den mehr oder weniger breiten Strängen plasmatischer Substanz, welche die Vakuolen durchziehen; sie bevorzugen die Nähe des Zellkernes, liegen aber auch an den Chromatophoren usw. Die Bläschen können mit dem Plasma bewegt werden. Sie platzen auf Zusatz verschiedener Reagenzien. Nach etwas unbestimmten Angaben Büttners liegen auch wohl bei Spirogyra sehr kleine Organe dieser Art im Plasma der Zelle; sie dürften ohnehin weiter verbreitet sein.

Diese gerbstoffhaltigen Kügelchen resp. Hohlräume gehören nun offenbar schon zu denjenigen Gebilden, welche Crato Physoden nennt; sie sind besonders bei den Phaeophyceen entwickelt. Es handelt sich um Bläschen, welche in die dünnen Plasmalamellen resp. Plasmafäden eingebettet sind und sich in diesen bewegen. Sie rutschen darin hin und her (vgl. Crato, Kuckuck). Ob das selbsttätig geschieht oder unter Mitwirkung des umgebenden Plasmas, lasse ich dahingestellt, halte aber das letztere für wahrscheinlich.

Der Inhalt dieser Bläschen gibt nach verschiedenen Autoren die Reaktionen der Gerbsäure (s. z. B. Moeller), und insofern verdienten sie hier Erwähnung. Da sie aber offenbar noch Assimilate enthalten, kommen wir im Abschnitt über diese auf die Sache zurück. Ich glaube, Pfeffers Annahme, daß es sich in den Physoden um spezialisierte Vakuolen handle, hat das meiste für sich. Auch Kylin spricht davon; ebenso Mangenot.

Ob sich ihnen die „roten Körner“ anschließen, welche Lauterborn, Karsten u. a. bei Diatomeen wahrnahmen, ist recht fraglich.

Natürlich ist nicht ausgeschlossen, daß die Vakuolenflüssigkeit gewisse Substanzen in fester Form ausscheidet; so finden wir bei den Desmidiaceen die bekannten Gipskristalle, und in nicht wenigen Algen sind auch Oxalatkristalle mehr oder weniger reichlich wahrgenommen; Ernst hat davon berichtet, früher schon Kohl, Benecke u. a. Die Ausscheidung von Kalkoxalat beschränkt sich aber nicht auf den Vakuoleninhalt. Nadson z. B. schildert, wie perforierende Algen jenen Körper auf der Oberfläche ihrer Zellen absondern.

---

## Literatur.

Agardh, C. A., Über die Anatomie und den Kreislauf der Charen. Nova acta Leopold. 1826. **13**, 113.

Alvarado, S., Plastosomas y Leucoplastos en algunas Faneragamas. Trabe bejas Museo nac. de cienc. nat. Botanica 1918. **13**.

Archer, Über Ballia callitricha var. Quart. Journ. of micr. sc. 1875. **15**, 416.

Askenasy, E., Beiträge zur Kenntnis des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitender Farbstoffe. Bot. Ztg. 1867. **25**, 225.

—, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Ectocarpus. Bot. Ztg. 1869. **27**, 785.

Bary, A. de, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

Bauer, W., Über den aus Agar-Agar entstehenden Zucker usw., nebst dem Versuch einer Klassifikation der gallertbildenden Kohlehydrate usw. Journ. f. prakt. Chemie. 1884. N. F. **30**, 367.

—, Über eine aus Laminarienschleim entstehende Zuckerart. Ber. d. d. chem. Ges. 1889. **1**, 618.

Benecke, W., Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Bot. Ztg. 1903, **61**, 79.
Berghs, Le noyau et la cinèse chez le Spirogyra. La cellule. 1906. **23**, 55.
Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13**, 710.
Bitter, G., Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 255.
Blochmann, F., Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Zentralbl. 1894. **14**, 194.
Bohlin, K., Studier öfver några slägten of Alggruppen Confervales Borzì. Bih. till kgl. Sv. vet. Akad. Handlingar. Bd. 23. Afd. 3.
Boresch, K., Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen. Biochem. Zeitschr. 1921. **119**, 167.
—, Über die Pigmente der Alge Palmellococcus miniatus v. porphyrea. Ber. d. d. bot. Ges. 1922, **40**, 288.
Boubier, A. M., Contributions à l'étude du pyrénoide. Bull. Herb. Boiss. 1899. **7**, 451.
Bourquin, Helen. Starch formation in Zygnema. Bot. Gaz. 1917. **64**, 426.
Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.
Brand, F., Über einen neuen Typus der Algen-Chlorophoren. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 406.
Brand, s. **1**. 431.
Braun, Al., Über Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1852, 221. 1853, 45.
Brüel, L., Zelle u. Zellteilung. Handwörterb. d. Naturwiss. **10**.
Bütschli, O., Protozoa. Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. **1**[2], 714.
Büttner, R., Über Gerbsäurereaktionen in der lebenden Pflanzenzelle. Diss. Erlangen 1890. Hier Literatur.

Carter, N., The Cytology of the Cladophoraceae. Ann of. Bot. 1919. **33**, 467.
Chifflot et Gautier, Sur le mouvement intraprotoplasmique à forme brownienne des granulations cytoplasmiques. Journ. de Bot. 1905. **19**, 40.
Chmielevsky, W., Über Bau und Vermehrung der Pyrenoide bei einigen Algen. 1896. Russ. Ref. Botan. Zentralbl. **69**, 277.
—, Zur Morphologie und Physiologie der Pyrenoide. Arb. d. Warsch. Naturf.-Ges., Abt. Biol. Warschau 1902.
Cienkowski, L., Über einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Ztg. 1865. **23**, 21.
—, Über Palmellenzustände bei Stigeoclonium. Das. 1876. **34**, 17.
Clark, L., Acidity of marine Algae. Puget Sound marine Stat. Publ. 1916. **1**, 235.
Clarke, F. W. and Wheeler, W. C., The inorganic constituents of marine Invertebrates U. S. geological survey. Professionel Paper 102. Washington 1917.
Cleland, Ralph E., The Cytology and Life-history of Nemalion multifidum. Ann. of Bot. 1919. **33**, 324.
Cohn, F., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nova acta Leopold. 1854. **24**[1], 105.
Connolly, C. J, Beiträge zur Kenntnis einiger Florideen. Flora 1911. **103**, 125—170.
Correns, C., Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. Zimmerm. Beitr. z. Pflanzenzelle 3.
—, C., Über eine neue braune Süßwasseralge, Naegeliella usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**, 629.
Corti-Bonaventura, Osservazioni microscopiche sulla Tremella e sulla Circulatione del fluido. Lucca 1774.
Cotton, A. D., On the growth of Ulva latissima in excessive quantity, with special reference to the Ulva-nuissance in Belfast Lough. R. commiss. on sewage disp. 1911. **7**, App. 4, 3—23.
Cramer, C., Das Rhodospermin. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich. 1861. **7**.
Crato, E., Beitrag zur Kenntnis der Protoplasmastruktur. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**, 451.
—, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. Cohns Beitr. z. Biol. 1896. **7**, 407.
Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. I. 2. Aufl., Jena 1913.
—, Fr., Über die Farbstoffe der Fucazeen. Lotos. 1912. **59**, 250.
Czurda, V., Zur Frage der Nukleoluslöslichkeit bei Spirogyra. Arch. f. Protistenkunde 1922. **44**, 346.
Dangeard, P. A., Sur la structure de la cellule chez les Iris. C. r. 1922. **175**, 7.
—, P. A., La metachromatine chez les Algues et les Champignons. Bull. Soc. bot. de France 1919.
Darbeshire, O. V., Die Phyllophora-Arten der westlichen Ostsee. Wiss. Meeresunters. 1895. N. F. **1**. Abt. Kiel.

Davis, Studies on the plant cell 1905. Amer. Naturalist 217 ff.
—, B. M., Continuity of the protoplasm in the Chantransia-form of Batrachospermum. Bot. Gaz. 1891. **16**, 149.
Debski, B., Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis. Pringsh. Jahrb. 1898 **30**, 227.
Desroche, P., Transformation expérimentale de Vaucheria terrestris en Vaucheria. geminata. Compt. rend. soc. biol. 1910. **68**, 968.
Dill, E. O., Die Gattung Chlamydomonas. Pringsh. Jahrb. 1895. **28.**
Dippel, L., Das Mikroskop. II. Aufl. 1896. **2**, 616.
Dodel, A., Ulothrix zonata. Pringsh. Jahrb. 1876. **10**, 417.
Doflein, F., Beitrag zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. Zoolog. Anzeiger 1918. **49**, 289.
Elfving, Några anmärkninger till Desmid. Systematik. Soc. pro Fauna et Flora fennica 1889. **16**, 76.
Engelmann, Th. W., Über Assimilation von Haematococcus. Bot. Ztg. 1882. **40**, 663.
Entz, G., Über die mitotische Teilung von Ceratium hirundinella. Arch. f. Protistenk. 1921. **43**, 416.
Ernst, A., Siphoneen-Studien. IV. Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. Flora 1904. **93.**
Escoyez, E., Le noyau et la caryocinèse chez le Zygnema. La cellule 1907. **24.**
—, Caryocinèse, centrosome et kinoplasma dans le Stypocaulon scoparium. Ebenda. **25**, 1909.
Ewart, A. J., On the Physics and Physiology of protoplasmic Streaming in plants. Oxford 1903.
Fairchild, D. G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia utricularis. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **12**, 331.
Falkenberg, P., Rhodomelaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes. 1901. **25**.
Famincyn, A., Beitrag zur Kenntnis der Bryopsis muscosa. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**, 431.
—, Note sur les Bryopsis de la côte de Monaco. Bull de l'Inst. Océanograph. 1911.
Famintzin, Valonia. Bot. Ztg. 1860. **18**, 341.
Fischer, Alfr., Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. Pringsh. Jahrb. 1884. **14**, 133.
Forel, Tuffbildung durch Algen. Bull. de la soc. Vaud. des sc. nat. 1879. **16**, 173.
—, Le Leman. Lausanne 1892.
Friedrich, G., Die Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen bei Helodea canadensis. Pringsh. Jahrb. 1922, **61**, 430.
Gaidukov, N., Über das Chrysochrom. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18**, 331.
—, Über den braunen Algenfarbstoff (Phycophaïn und Phycoxanthin). Ber. d. d. bot Ges. 1903. **21**, 535—39.
—, Zur Farbenanalyse der Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22**, 23.
Gardiner, On the constitution of the cell-wall and middle lamella. Proceed. of the Cambridge Philos. soc. 1884. **5.**
Gibson-Harvey, R. J., Notes on the histology of Polysiphonia fastigiata Grev. Journ. of bot. 1891. **29**, 129.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen 1893. **2**, 217.
Göppert, H. R. und Cohn, F., Über die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Ztg. 1848. **7**, 665.
Golenkin, M., Algologische Mitteilungen. (Über die Befruchtung bei Sphaeroplea annulina und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen.) Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou 1899. Nr. 4.
—, Pteromonas alata Cohn. Beitrag zur Kenntnis einzelliger Algen. Bull. soc. des naturalistes de Moscou 1891. N. S. **5**, 417.
Günther, A. und Tollens, B., Über die Fucose, einen der Rhamnose insomeren Zucker aus Seetang. Ber. d. d. chem. Ges. 1890.
Guillermond, A., Sur la signification du chromatophore des algues. C. r. soc. biol. Paris, 1913. **75**, 85.
—, Recherches sur le modes de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux Archives d'anatomie microscopique. 1912. **14**, 309.
— A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. Archiv f. Protistenkunde 1910. **19.**
—, Recherches sur le chondriome chez les champignons et les algues. III. Contribution à l'étude des mitochondries. Rev. génér. bot. 1915. **29**, 271.
—, A propos de la constitution morphologique du cytoplasme. C. R. Acad. Sc. Paris. 1921. **172**, 121.

Guillermond, A., Sur l'évolution du chondriome et la formation des chloroplastes dans l'Elodea canadensis. C. R. Soc. Biol. Paris 1921. **85,** 462—466.

Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

Haedicke, Bauer und Tollens, Über Galaktose aus Carrageen-Moos. Ann. d. Chem. u. Pharm. **238,** 302.

Hansen, A., Chlorophyllgrün der Fucaceen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. **3,** 289.

—, Farbstoffe des Chlorophylls. 1889.

—, Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel. **11,** 271.

Hanson, E. R., Observations on Phycoerythrin usw. New Phytologist 1908. **8,** 337.

Hanstein, J., Über eine mit Eisenoxdhydrat umkleidete Conferve. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. Bonn 1878. **35,** 73.

Hartmann, Max, Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (Volvocales). III. Mitt.: Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans. Arch. f. Protistenkunde 1921. **43,** 223—286.

—, Die Kernteilung von Chlorogonium elongatum Doug. Sitz.-Ber. der Ges. naturf. Freunde. Berlin 1916, 347.

—, Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena 1911.

—, O., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß höherer Temperatur auf Morphologie und Zytologie der Algen. Arch. f. Entw.-Mech. Organ. 1918. **44,** 590—642.

Henckel, A., Über den Bau der vegetativen Organe von Cystoclonium purpurascens. Nyt Magazin f. Naturvidenskab. 1901. **39,** 355.

Hertwig, O., Zelle und Gewebe. Jena 1893.

Heurck, van, Traité des Diatomées.

Hick, Th., On protoplasmatic continuity in the Florideae. Journ. of bot. 1884. **22,** 33.

—, Protoplasmatic continuity in the Fucaceae. I und II. Das. 1885. **23.**

Hoagland, D. R. and Lieb, L. L., The complex carbohydrates and forms of sulphur in marine algae of the pacific coast. Journ. biol. chem. 1915. **23,** 287—297.

Högbom, A. G., Über Dolomitbildung und dolomit. Kalkalgen. Neues Jahrb. für Mineral., Geol. und Paläont. 1894. **1,** 262.

Hörmann, Studien über die Plasmaströmung bei Characeen. Jena 1898.

Hunger, W., Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreich. Diss. Jena 1899.

Hurd, A. M., Codium mucronatum. Puget Sound marine station Publications 1916. **1,** 109.

Janse, J. M., Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1889. **21,** 163.

Johow, Die Zellkerne von Chara foetida. Bot. Ztg. 1881. **32,** 729.

Kaiser, O., Über Kernteilungen der Characeen. Bot. Ztg. 1896. **54,** 61.

Kanitz, A., Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien usw. Biolog. Zentralblatt 1907. **27,** 11.

Karsten, G., Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. Zeitschr. f. Bot. 1918. **10,** 1.

—, Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuch. v. Kiel und Helgoland 1899. N. F. **4.**

Kauffmann, H., Über den Entwicklungsgang der Cylindrocystis. Zeitschr. für Bot. 1914. **6,** 721—784.

Kerfs, A., Die pulsierende Vakuole der Protozoen, ein Schutzorgan gegen Aussüßung usw. Archiv f. Protistenkunde 1922. **44,** 227.

Keuten, J., Die Kernteilung von Euglena viridis Ehrenbg. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1895. **60,** 215.

Kienitz-Gerloff, F., Neue Studien über Plasmodesmen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20,** 93.

Klebs, G., Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.

—, Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg. 1881. **39,** 249.

—, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehung zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen 1883. **1,** 233.

—, Einige Bemerkungen zu Schmitz' „Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren". Bot. Ztg. 1884. **42,** 566.

—, Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum. Bot. Ztg. 1891. **49,** 789.

—, Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Unters. aus d. bot. Institut Tübingen 1883. **1,** 246.

—, Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went „Entstehung der Vakuolen usw." Bot. Ztg. 1890. **48,** 549.

Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen 1888. **2,** 489 u. 559.
—, Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen. 1886. **2,** 333.
—, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5,** 181.
Klein, J., Über Siebröhren bei den Florideen. Flora 1877. **60,** 294.
—, J., Kristalloide der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13,** 54.
Klercker, J. af., Studien über die Gerbstoffvakuolen. Stockholm 1888.
König, J. und Bettels, J., Die Kohlenhydrate der Meeresalgen und daraus hergestellter Erzeugnisse. Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- und Genußmittel 1905. **10,** 457.
Koernicke, M., Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21,** 66.
Kohl, F. G., Die Farbstoffe der Diatomeen-Chromatophoren. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. **24,** 124.
—, Protoplasmaverbindungen bei Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9,** 9.
—, Beiträge zur Kenntnis der Plasmaverbindungen in den Pflanzen. Beihefte zum botan. Zentralbl. 1902. **22,** 343.
—, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
Kolkwitz, R., Beiträge zur Biologie der Florideen. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. **4.** Abt. Helgoland. 1900.
—, Die Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder bei Spirogyra. Festschrift für Schwendener. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **26°,** 277.
Kotte, H., Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Diss. Kiel 1914. Auch in wiss. Meeresunters. Abt. Kiel 1914. **17.**
Kraus et Millardet, Sur le pigment des Phycochromacées et des Diatomées. Mém. de la soc. des sc. nat. d. Strassbourg 1868. **6,** 23.
Kubart, Bruno, Beobachtungen an Chantransia chalybaea Fries. Mitt. d. naturwiss. Vereins f. Steiermark 1909. **46,** 26.
Kuckuck, P., Über den Bau und der Fortpflanzung von Halicystis und Valonia. Bot. Ztg. 1907.
—, Compsonema, ein neues Genus der Phaeosporeen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1899. **3,** 90.
—, Beiträge zur Kenntnis einiger Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Botan. Zentralbl. 1891. **48.** Diss. Kiel 1891.
—, Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. **1.** Wiss. Meeresunters. 1897. N. F. **2.** Abt. Helgoland.
—, Über Schwärmsporenbildung bei den Tilopterideen usw. Pringsh. Jahrb. 1895. **28,** 290.
Kühn, Alfr., u. v. Schuckmann, W., Cytologische Studien an Trypanosomen.
Kühne, W., Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. 1. Zeitschr. f. Biol. 1897. **35,** 43. 2. Das. 1898. **36,** 1.
Küster, E., Zelle und Zellteilung. Handwörterb. d. Naturwiss. **10.**
—, Über amoeboide Formenänderungen der Chromatophoren höherer Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. **29,** 362.
—, Beitrag zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle 1. Zeitschr. f. allg. Physiologie 1904. **4,** 221.
Kützing, Phycologia generalis.
Kurssanow, L., Über die Teilung der Kerne bei Vaucheria. Biol. Zeitschr. Moskau 1912. **2,** 13.
Kylin, Harald, Über die Inhaltskörper der Fucoideen. Achiv für Botanik 1912. **11,** 5.
—, Über die grünen und gelben Farbstoffe der Florideen. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. phys. Chemie 1911. **74.** 105. Dazu Marchlewski. Ebenda. 1911, **75.** 272.
—, Über die roten und blauen Farbstoffe der Algen. Zeitschr. f. physiol. Chemie (Hoppe-Seyler) 1912. **76,** 396—426.
—, Über die Farbstoffe der Fucoideen. Zeitschr. f. physiol. Chemie (Hoppe-Seyler) 1912. **52,** 221—230.
—, Über die Farbe der Florideen und Cyanophyceen. Svensk bot. tidskr. 1912. **6,** 511—544.
—, Über Phycoerythrin und Phycocyan bei Ceramium rubrum. Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chemie 1910. **69,** 169.
—, Zur Biochemie der Meeresalgen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1913. **83,** 171. 1915 **94,** 337. 1918. **101,** 236.
Lagerheim, G. von, Über das Phycoporphyrin, einen neuen Conjugaten-Farbstoff. Vidensk, Selskab. Skrifter. Math.-naturw. Kl. I. Kristiania 1895.
Lapicque, L. u. M., Über den Gehalt der Meeresalgen an Mineralstoffen. Compt. rend: de la soc. de biologie 1920. 83, 1610.

Lapparent, Sur l'intervention des végétaux dans la formation des tufs calcaires. Compt. rend. **129**, 664.
Lauterbach, Luise, Untersuchung über die Beeinflussung der Plasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. Beih. z. bot. Zentralbl. 1921. **38**. 1.
Lauterborn, R., Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.
Leitgeb, H., Die Inkrustation der Membran von Acetabularia. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1887. **96**, 13.
Liebaldt, E., Über die Wirkung wässriger Lösungen oberflächenaktiver Substanzen auf die Chlorophyllkörner. Zeitschr. f. Botanik 1913. **5**, 65.
Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1902. **8**, 347.
—, Beobachtungen über die Chlorophyllkörper einiger Desmidiaceen. Österr. botan. Zeitschr. 1893. **43**, 5.
Lundegårdh, H., Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrb. f. wiss. Botanik (Pringsheim) 1910. **48**, 285.
Lutmann, Cell structure of Closterium. Bot. Gaz. 1910. **49**, 241.
Mangenot, G., Sur l'evolution des chromatophores et le chondriome chez les Floridées. Compt. rend. 1920. **170**, 1595.
Mangenot, H., Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacees. Compt. rend. 1920. **170**, 63 u. 200.
—, Sur les „grains de fucosane“ des Phéophycées. C. R. Acad. Sc. Paris 1921. **172**, 126—129.
Marchlewski, L., Bemerkung zu der Arbeit von H. Kylin: „Über die grünen und gelben Farbstoffe der Florideen“. Zeitschr. f. physiol. Chemie (Hoppe-Seyler). 1911. **75**. 272.
Massee, J., On the formation and growth of cells in the genus Polysiphonia. Journ. Micr. soc. London 1884. 2 ser., **4**.
Meigen, W., Beiträge zur Kenntnis des kohlensauren Kalkes. Habilitationsschrift. Freiburg 1902.
Mereschovsky, C., Über farblose Pyrenoide und gefärbte Elaeoplasten der Diatomeen. Flora 1903. **92**, 77.
—, Etudes sur l'Endochrome des Diatomées. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1901. 8. sér. **9**. No. 6.
—, Sur Catenula un nouveau genre de Diatomées. Scripta botan. horti Univers. Petropol. 1902. **19**.
—, Les types de l'endochrome chez les Diatomées. Scripta botan. horti. Univers. Petropol. 1903. **21**, 107.
—, Nouvelles recherches sur la structure et la division des Diatomées. Bull. soc. imp. des naturalistes de Moscou 1903, 149.
—, Über Placoneis, ein neues Diatomeengenus. Beih. z. botan. Zentralbl. 1903.
—, Zur Morphologie der Diatomeen. Kasan 1903, 427.
Meyer, Arthur, Über die Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg. 1883. **41**, 493.
—, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox Globator usw. Bot. Ztg. 1896. **54**, 187.
—, Das Irrtümliche der Angaben über das Vorkommen dicker Plasmaverbindungen usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14**, 280.
—, Die biologische Bedeutung der Nukleolen. Zoolog. Anz. 1918. **49**, 309—314.
—, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere I. Jena 1920.
Micheels, Henri, Rech. sur la Caulerpa prolifera. Bull. Acad. roy. de Belgique 1911. 110.
Migula, Beitrag zur Kenntnis des Gonium pectorale. Botan. Zentralbl. 1890. **44**, 72.
Millardet, Sur la nature du pigment des Fucoidées. Ann. des sc. nat. 1868. 5. sér. **18**, 59.
Mirande, M., Sur la métachromatine et le chondriome des Chara. C. r. 1917. **165**, 641.
Mitrophanow, Beobachtungen über die Diatomeen. Flora 1898. **85**, 293.
Mitzkewitsch, Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora 1898. **85**, 81.
Moeller, H., Über das Vorkommen von Phloroglucin in den Pflanzen. Ber. d. d. pharm. Ges. 1897. **7**, 344.
Molisch, H., Das Phycoerythrin, seine Kristallisierbarkeit und chemische Natur. Bot. Ztg. 1894. **52**, 177.
—, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.
—, Unters. über das Phycococyan. Sitz.-Ber. d. Wiener Acad 1906. Mat.-nat. Kl. **115**.

Molisch, H., Zur Lehre von der Kohlensäure-Assimilation im Chlorophyllkern. Wiss. Ergebnisse des int. bot. Kongresses in Wien 1906. S. 179.
—, Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen. Bot. Ztg. 1905. **63**[1], 131.
Moll, J. W., Observations on karyokinesis in Spirogyra. Verh. kon. Akad. voor Wetensch. te Amsterdam 1893. II. Sect. Deel 1.
Moore, Observations of the continuity of Protoplasma. Journ. of the Linn. soc. Bot. 1885. **21.**
—, Studies in vegetable biology IV. The influence of light upon protoplasmatic movement. Linn. Journ. Bot. 1888. **24**, 351.
Moreau, F., Sur les éléments chromatiques extranucléaires chez les Vaucheria. Bull. soc. bot. de France 1911. **58**, 452.
—, Les corpuscules métachromatiques chez les Algues. Bull. soc. bot. de France 1913. **60**, 123—126.
—, Le chondriome et la division des mitochondries chez les Vaucheria. Bull. soc. bot. de France 1914. **61**, 139.
—, M. et Mme., Sur le chondriome d'une algue verte, Coccomyxa Solorinae Chod. C. R. soz. Biol. Paris 1916. **79**, 211—212.
Mottier, D., M., Das Centrosom bei Dictyota. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16**, 125.
—, Nuclear and Cell-division in Dictyota dichotoma. Annals of Botany 1900. **14**, 163.
Murray, G., Calcareous pebbles formed by algae. Phycolog. memoirs. Vol. I. part. 3, 74.
Muther, Über die Hydrolyse von Fucus, Laminaria und Carrageen-Moos. Göttinger Diss. 1903.
—, und Tollens, Über die Hydrolyse von Fucus, Laminaria und Carrageen-Moos. Ber. d. chem. Ges. 1904. **1**, 298.
Nadson, G., Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta bot. hort. Petropol 1900. **18**, 35.
Nadson und Brüllowa, Zellkerne und metachromatische Körper bei Vaucheria. Bull. jard. bot. Imp. St. Petersbourg 1908.
Nägeli, C., Die Bewegungen im Pflanzenreich. Nägeli's Beitr. z. wiss. Botanik 1860. **2**, 1.
Nebelung, Spektroskopische Untersuchung der Farbstoffe einiger Süßwasseralgen. Bot. Ztg. 1878. **36**.
Němec, B., Über die Kernteilung bei Cladophora. Bull. intern. de l'Acad. des sc. de Bohème. Cl. des sc. math. 1910. **15**, 50.
Neuenstein, H. von, Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. f. Zellforschg. 1914. **13**, 1—91.
Nicolosi-Roncati, F., Genesi dei cromatofori delle Fucoidee. Bull. soc. bot. ital. 1912. S. 144—150.
—, Formationi endocellulari nelle Rodoficee. Bull. soc. bot. ital. 1912.
Noack, Konrad Ludw., Untersuchung über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Zeitschr. f. Botanik 1922. **13.**
Noll, F., Die Farbstoffe der Chromatophoren von Bangia fusco-purpurea. Arb. Bot. Inst. Würzburg 1888. **3**, 488.
—, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Zentralbl. 1903. **23.**
—, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenberg. Ges. zu Frankfurt 1890. **15**, 101.
Ott, E., Untersuchungen über den Chromatophorenbau der Süßwasserdiatomeen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss Wien. Math.-naturw. Kl. 1900. **109**, 769.
Overton, E., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Botan. Zentralbl. 1989. **39**, 148.
Palla, E., Über eine neue pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12**, 228.
—, Über ein neues Organ der Conjugatenzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12**, 153.
Penhallow, D. P., Note on calcareous algae from Michigan. Bot. Gaz. 1896. **21**, 215.
Penington, M. E., A chemical-physiological study of Spirogyra nitida. Publ. of the Univers. of Pensylvania. New series. Nr. 2.
Perrot, Em. et Gatin C. L., Les algues alimentaires d'extreme Orient. Bull. sc. pharmacologiques 1911. **18**, 1. Ann. inst. Océanogr. 1911.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1904.
—, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1886. **2**, 179.
—, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1890. **16.**
Pfitzer, E., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen. Bot. Abh. a. d. Gesamtgeb. d. Bot., herausgeg. von Hanstein 1871. **2.**

Phipson, Sur la matière colorante du Pallmella cruenta. Compt. rend. 1878. **89**, 316 und 1078.
Powell, Ch., Observations on some calcareous pebbles. Minnesota bot. stud. 3d ser. **1**, 75.
Pringsheim, N., Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion. Pringsh. Jahrb. **12**, 356.
—, E., Kulturversuche mit Chlorophyll führenden Mikroorganismen. 4. Die Ernährung von Haematococcus pluvialis Flot. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1914. **12**, 413.
Reinhardt, M. O., Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstumes der Zellmembran. Festschr. f. Schwendener 1899. 424.
Riker, A. J., Chondriomes in Chara. Bull. Torr. Bot. Club 1921. **48**, 141—147.
Rudolph, Karl, Chondriosomen und Chromatophoren. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**, 605.
Sachsse, Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteinsubstanzen. Leipzig 1877.
Sassi, M., Einiges über Flagellaten. Mitt. aus d. naturwiss. Verein a. d. Universität Wien 1907. **5**.
Sauvageau, C., Sur la gélose de quelques Algues Floridées. Bull. de la Station biol. d'Arcachon 1921. **18**, 113.
—, Les Cutlériacées. Ann. des sc. nat. 1899. 8 sér. **10**, 265.
—, Sur la membrane des l'Ectocarpus fulvescens. Compt. rend. etc. 1896. **122**. — Auch Journ. de bot. 1896. **10**.
Scherrer, Untersuchung über den Bau und Vermehrung der Chromatophoren usw. Festschr. Bot. Inst. Zürich. Jena 1914.
Schiller, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. I. Die Kerne von Antithamnion cruciatum f. tenuissima Hauck und Antithamnion plumula (Ellis) Thur. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.) 1911. **49**.
Schimper, A. F. W., Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 1883. **41**, 105 u. 809.
—, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper usw. Pringsh. Jahrb. 1885. **16**.
Schmidt, E. W., Pflanzliche Mitochondrien. Progressus rei. bot. 1913. **4**, 163.
Schmiedeberg, Über die Bestandteile der Laminaria. Tageblatt der 58. Vers. d. Naturf. und Ärzte. Straßburg 1885.
Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.
—, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb. 1884. **15**, 1.
—, Bildung und Wachstum der pflanzlichen Zellmembran. Sitzungsbericht d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn 1880.
—, Über den Bau der Zellen bei den Siphonocladiaceen. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilk. zu Bonn 1879. **36**, 142—145.
—, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879. 275.
—, Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilk. in Bonn 1879. **36**, 345. 1880. **37**, 122.
—, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. Bonn 1880. **37**, 159.
Schnetzler, J. B., Notiz über Tanninreaktion bei Süßwasseralgen. Botan. Zentralbl. 1883. **16**, 157.
Schröder, B., Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen. Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg N. F. **7**, 139.
Schröter und Kirchner, Vegetation des Bodensees. „Bodensee-Forschungen". **9**. Lindau 1896.
Schütt, Über das Phycoerythrin. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6**, 36 und **6**, 305.
—, Über Peridineenfarbstoffe. Ber. d. d. bot. Ges. 1890. **8**, 9.
—, Über das Phycophaein. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5**, 259.
Schumann, C., Bewegungen in der Zelle von Closterium Lunula. Flora 1875. **58**, 65.
Schussnig, B., Über den Zellkern der Protophyten. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 193—204.
Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg. 1899. **47**, 40.
Serbinow, J. L., Über eine neue pyrenoidlose Rasse von Chlamydomonas stellata Dill. (Russ. mit deutschem Resümee.) Bull. jardin imper. bot. St. Pétersbourg 1902. **2**, 141.
Smith, H. L., Spectroscopic examination of the Diatomaceae. Ann. and Mag. of nat. hist. 1869. 4 sér. **4**, 218.
Smith, G. M., The cell structure and colony formation in Scenedesmus. Archiv f. Protistenkunde 1913. **32**, 278.
Sorby, H. C, On comparative vegetable Chromatology. Proceed. of the royal soc. 1873. S. 442.
Stahl, E., Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg. 1880. **38**, 297.
—, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. usw. 1888. **22**. (N. F. **15**.)

STANFORD, Algin a new substance obtained from marine Algae. Pharmaceutical Journ. 1883; außerdem daselbst 1884.
STRASBURGER, E., Über Bau und Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
—, Die pflanzlichen Zellhäute. Pringsh. Jahrb. 1898. **31**, 511.
—, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Pringsh. Jahrb. 1901. **36**, 493.
—, Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. 1875.
—. Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich usw. Jena 1888.
—, Cytologische Studien aus dem Bonner botan. Inst. Pringsh. Jahrb. 1897. **30**, 155.
—, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. im Pflanzenreich. Jena 1900.
—, Das große botanische Praktikum. 6. Aufl. Jena 1921.
SWINGLE, W., Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilungen bei den Sphacelariaceen. Pringsh. Jahrb. 1897. **30**, 297.
TILDEN, J. E., Some new species of Minnesota algae, which live in a calcareous or siliceous matrix. Bot. Gaz. 1897. **23**, 95.
LE TOUZÉ, H., Contribution à l'étude histologique des Fucacées. Revue gén. de bot. 1912. **24**, 33.
TREVIRANUS, CH. L., Vom inwendigen Bau der Gewächse und von der Saftbewegung in denselben. Göttingen 1806.
TSCHENZOFF, B., Die Kernteilung bei Euglena viridis Ehrbg. Archiv f. Protistenkunde 1916. **36**, 137.
TSCHIRCH, A., Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin 1884.
TSWETT, M., Zur Kenntnis der Phaeophyceen-Farbstoffe. Ebenda. **24**, 235—45.
—, Über des Phaeophytin und die Chlorophyllose usw. Biochem. Zeitschr. 1908. **10**, 404.
VOTAVA, A., Beiträge zur Kenntnis der Inhaltskörper und der Membran der Characeen. Österr. bot. Zeitschr. 1914. 442.
VRIES, H. DE, Over lovislof-reaktion von Spirogyra nitida. Maandsblatt von Naturwetenschappen 1885.
—, Plasmolyt. Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsh. Jahrb. 1885. **16**. 465.
—, Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei Spirogyra. Ber. d. d. bot. Ges. 1889. **7**, 19.
WALTHER, J., Die gesteinsbildenden Kalkalgen des Golfes von Neapel und die Entstehung strukturloser Kalke. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1885. **37**, 229.
WENT, F. A. F. C., Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Bot. Ztg. 1889. **47**, 197.
—, Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Pringsh. Jahrb. 1890. **21**, 299.
WILDEMAN, E. DE, Sur le tannin chez les algues d'eau douce. Bull. soc. bot. Belg. 1886. **25**, 125.
WILLE, N., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. Aus: Universitetets Festskrift til Hans Maj. Kong Oscar II in Anledning af Regjierungsjubilaeet 1897.
—, Bidrag till Algernes physiologiske Anatomi. Kgl. Sv. Vetensk. Akad. Handlingar 1885. **21**. Nr. 12.
—, Phycoerythrin bei den Myxophyceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1922. 188—192.
WILLS, Bewegung des Zellinhaltes von Closterium Lunula. Midland Naturalist 1880. **3**, 187. Justs Jahresber. **8**[1], 568.
WILLSTÄTTER, R. u. PAGE, H. J. Über die Pigmente der Braunalgen. Ann. d. Chemie 1914. **404**, 237.
WILSON, E. B., The cell in development and inheritance. New York 1904.
WISSELINGH, C. VAN, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Pringsh. Jahrb. 1898. **31**, 619.
—, Über Kernteilung bei Spirogyra. Flora 1900. **87**, 355—377. Vgl. S. 91.
—, On the Nucleolus and Karyokinesis in Zygnema. Rec. trav. bot. Néerl. 1914. **11**. 1—13.
—, 10. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Beih. bot. Zentralbl. 1921. **38**, 273.
WOLLENWEBER, W., Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26**, 238.
WORONIN, M., Vaucheria de Baryana n. sp. Bot. Ztg. 1880. **38**, 425.
ZACHARIAS, E., Entstehung und Wachstum der Zellhaut. Pringsh. Jahrb. **20**, 107.
—, Über Bildung und Wachstum der Zellhaut bei Chara foetida. Ber. d. d. bot. Ges. 1890. **8**, 56.
—, Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora 1891. **49**, 466.
ZIMMERMANN, A., Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896.
ZOPF, W., Cohns Hämatochrom, ein Sammelbegriff. Biol. Zentralbl. 1895. **15**, 417.
—, Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen. Beitr. z. Morph. und Phys. nied. Organismen 1892. **1**.

## B. Die Organisationsstufen des Algenkörpers.

So unvermeidlich wir bei Aufstellung des Systems der Algen, überhaupt der niederen Organismen von beweglichen Einzelzellen ausgehen, so zwingend ist auch die Rückkehr zu diesen, wenn es gilt, die Ausgestaltung der Vegetationsorgane und deren Arbeitsteilung in den einzelnen Verwandtschafts kreisen zu begreifen. Das klingt so, als wenn man Algensystem und Algenform unbedenklich gleichsetzen dürfen. Dem ist aber natürlich nicht so, im Gegenteil, wir werden im folgenden mehr als einmal betonen müssen, wie das auch schon im ersten Bande geschehen, daß Ähnlichkeiten im vegetativen Aufbau zwar Ähnlichkeiten in den physiologischen Leistungen und in den ökologischen Beziehungen, aber keine Verwandtschaften bezeugen, wie das ja im ganzen Reich der Organismen zur Genüge bekannt ist.

Stets handelt es sich um einen Aufstieg vom Einfachen zum Verwickelten und damit um eine mehr weniger stark ausgeprägte Arbeitsteilung. Das wird hier nicht zum erstenmal gesagt.

Eine solche kann sich in den Einzelzellen vollziehen oder aber in Zellverbänden derart, daß verschiedenen Elementen eine verschiedene Leistung zugewiesen wird.

### 1. Einzelzellen.

Die Ausgestaltung der Flagellatenzellen lernten wir als eine überaus mannigfaltige kennen. In den grünen, halbgrünen und braunen Reihen ist die Form des Zellkerns und der Chromatophoren durch erhebliche Verschiedenheiten gekennzeichnet und in jeder Reihe steigt der Bau zu verwickelteren Formen empor. In jeder Flagellatenreihe aber wird die Neigung bemerkbar, die Zellen abzurunden und auf Beweglichkeit weitgehend zu verzichten. So entstehen Chlorococcum, Chlorella, Botryopsis, Phaeococcus u. a. Der Bau dieser ruhenden Zellen entspricht noch dem der Flagellaten, von welchen sie abstammen.

Das wird anders bei den Zellen der Desmidiaceen und Diatomeen, die ja ohnehin zu Flagellaten nicht leicht in direkte Beziehung zu bringen sind. In der gewaltigen Variierung der Zellformen dieser Verwandtschaftskreise muß man doch wohl eine Anpassung an die mannigfach abgestuften Lebensbedingungen in der Umgebung sehen. Ebenso sind die stark entwickelten und weit differenzierten Chromatophoren kaum etwas Zufälliges, sie scheinen mir eine Arbeitsteilung in der Einzelzelle zu bedeuten, besonders dort, wo die Pyrenoide gut entwickelt sind. Vielleicht könnte man etwas kühn die Pyrenoide mit den Speicherzellen in höher entwickelten Algen vergleichen

### 2. Nicht zelluläre Algen.

Eine Vergrößerung der einzeln lebenden Zellen begegnet uns bei Eremosphaera und Halosphaera, denen man wohl auch Botrydiopsis u. a. anreihen kann. Der Kern bleibt in Einzahl erhalten, die Chromatophoren aber treten in Menge auf und legen sich naturgemäß rings an die Innenwand der Hohlkugel. Botrydium und Protosiphon kann man von solchen Kugeln herleiten unter der Voraussetzung, daß sie sich auf Grund ihres „Erdenlebens" farblose Wurzeln angeeignet und damit einen Gegensatz gegen den grünen Sproß geschaffen haben. Erstmalig tritt uns hier eine Polarität entgegen. In den großen Zellen wird die Einzahl des Kernes aufgegeben, es treten deren viele auf und lagern in gleichen Abständen im protoplasmatischen Wandbelage ebenso wie die zahlreichen Chromatophoren.

Im Prinzip gleich gebaut, wenn auch phylogenetisch anders zu bewerten sind die großen Blasen von Halicystis und Valonia, und was die Verteilung von Kernen und Chromatophoren betrifft, stimmen auch alle anderen hier noch zu nennenden Formen mit dem bereits Gesagten überein, nur ihre äußere Form wird anders. Vaucheria hat bekanntlich lange grüne Schläuche und an deren einem Ende Wurzeln (Rhizoiden) mit Haftteilchen. Die Verzweigung der ersteren ist unregelmäßig. Bei Bryopsis begegnen uns aufrechte mit Rhizoiden befestigte bzw. ins Substrat eindringende Sprosse, welche außerordentlich regelmäßig verzweigt oft den Wuchs der Nadelhölzer nachahmen. Die Sexualsprosse sind Kurztriebe, welche nach der Entleerung abgestoßen werden, ein Vorgang, der weitgehend an Laubbäume erinnert.

Die „Krone der Schöpfung" in dieser Klasse des Pflanzenreiches ist Caulerpa. Ihre kriechenden farblosen Stämme, die aus ihnen unterwärts austretenden Wurzeln, die nach oben abgegliederten Blätter, sind übermäßig oft beschrieben worden. Alle diese Formen bedeuten eine Anpassung an das Wachstum im oder auf dem Boden der Gewässer. Über diesen erheben sich die grünen Teile, in demselben vegetieren die farblosen Wurzeln und die sogenannten Rhizome.

Die Vegetationspunkte der Bryopsis liefern fast wie ein Asparagus oder eine ähnliche Pflanze Seitenorgane in akropetaler Reihenfolge (**1**, 403, Fig. 261) und Caulerpa produziert an seiner Spitze die „Blätter" fast wie ein Rhizom irgendeiner Samenpflanze. Obwohl das Plasma überall durch alle Teile strömen kann, wird es doch schwer, in allen solchen Fällen noch von einer Zelle zu reden. Es ist viel leichter, sich mit Sachs vorzustellen, daß zahlreiche Energiden in allen Teilen gegeben seien, denen nur die Kammerung, der Einschluß der Zellwände, fehlt, wie das auch Goebel in seiner Organographie darstellt.

Botrydium und Protosiphon sind, wie oben gesagt, verständlich, wenn man annimmt, daß sie aus kugeligen Zellen ihren Ursprung nahmen, für die anderen Gattungen, die wir hier erwähnten, ist diese Auffassung kaum haltbar. Ich zeigte oben, daß sie doch wohl entstanden sind (**1**, 428) unter Vergrößerung einer, durch Reduktion zahlreicher anderer Zellen des gleichen Sproßsystems. Die Callithamnien, Griffithien u. a., deren ältere große Zellen viele, deren geringere kleinere Zelle einen Kern führen, weisen darauf u. a. in willkommener Weise hin. Ist dem aber so, dann kann man ebensogut sagen, es handle sich um Zellen, dessen Plasma infolge der Vergrößerung an Masse zunahm, dessen Kerne sich vermehrten, weil die Kernplasmarelation aufrecht erhalten werden mußte. Soll man sich um Namen streiten? Die Sache bleibt dieselbe.

### 3. Kolonien und Zellstaaten.

Die Vereinigung der Zellen zu Verbänden beginnt mit der Bildung von Kolonien. Solche sind am bekanntesten bei den Volvocales. Gonium Pandorina u. a. werden stets als Beispiele genannt, und ihnen werden dann Synura, Syncrypta, Chrysosphaerella usw. an die Seite gestellt (**1**, 6). Nicht bloß im 1. Bande dieses Werkes, sondern in nicht wenigen Hand- und Lehrbüchern der Morphologie, z. B. in Goebels Organographie, ist dann besprochen, wie die Kolonien der Volvocales sich — mit Volvox selbst als Endglied der Reihe — zu Zellenstaaten herausbilden, in welchen eine scharfe Trennung zwischen somatischen und generativen Zellen herrscht, und in welchen auch den ersteren noch verschiedene Funktionen können zugewiesen sein. Das alles hier zu wiederholen, ist unnötig.

Als unbewegliche Kolonien treten an die Seite der Volvocales eine Anzahl von Protococcoideen. Ich nenne Scenedesmus (**1**, 275), Pediastrum (**1**, 281), Coelastrum (**1**, 274), Hydrodictyon (**1**, 280) u. a. Das sind, wie die Volvocales, größtenteils Organismen des Planktons.

In allen Flagellatenreihen kommen die schwärmenden Zellen dauernd oder vorübergehend zur Ruhe und umhüllen sich mit Gallerte. Ich nenne unter den Chrysomonaden Chromulina nebulosa (**1**, 6), Phaeocystis (**1**, 40), Hydrurus (**1**, 7) u. a., unter den Heteroconten Chlorosaccus (**1**, 25), unter den Chlorophyceen gewisse Chlamydomonas-Arten (**1**, 214), Gloeococcus, dann die Tetrasporaceen Apiocystis, Tetraspora, Stapfia (**1**, 244). Etwas weiter entfernt stehen die gallertbildenden Protococcoideen wie Staurogenia (**1**, 271) und Dictyosphaerium (**1**, 273). Desmidiaceen und Diatomeen mit Gallerthüllen, Gallertschläuchen usw. reihen sich an.

Die Gallerte schafft den Zusammenhang und die äußere Form. Das ist besonders augenfällig bei den Diatomeen mit Gallertstielen, zumal denjenigen, bei welchen (Fig. 93, **1**, 138) diese Gebilde verzweigt sind. Es soll auf diesem Wege wohl jede Zelle dem Licht ausgiebig exponiert werden. Das wird bei Chlorodendron (Fig. 160, **1**, 241), Mischococcus (Fig. 17, **1**, 26), Prasinocladus (**1**, 241, Fig. 160), Phaeothamnion, Sciadium, Oocardium usw. durch Zwischenstücke erreicht, die leere Zellhäute oder ähnliches darstellen.

### 4. Fäden.

#### a) Unverzweigt.

Neben der Kugel tritt uns bei den Algen am häufigsten der Faden entgegen; er entsteht meist durch Aneinanderreihen von zylindrischen Zellen, welche auf den Frontwänden verkittet und durch eine gemeinsame Kutikularschicht überzogen werden. Von den zahlreichen Algengruppen, in welchen uns Fäden begegnen, sei erinnert an einige Chrysomonadinen (**1**, 9), an die echten Conferven unter den Heterocontae, an Diatomeen und Konjugaten und nicht zuletzt an Ulothrix und alles, was mit ihm zusammenhängt. Soweit die Fadenalgen der Schwebeflora im weitesten Sinne angehören, ist an ihnen ein Ober- und Unterende nicht oder nur auf gewissen Entwicklungsstufen (Spirogyra, **1**, 103) zu unterscheiden. Sobald sie sich aber festsetzen, ergibt sich ganz von selber eine Spitze und eine Basis. Letztere pflegt durch eine schwächer gefärbte und oft verlängerte Zelle gekennzeichnet zu sein, die sich scheiben- oder krallenartig zum Haftorgan erweitert (**1**, 326). Hyphen, welche aus den weiter nach oben liegenden Zellen hervorbrechen (**1**, 353) können die Hafter in ihrer Wirkung verstärken. Dies alles setzt voraus, daß mehr oder weniger bewegtes Wasser und eine feste Unterlage den Standort solcher Fäden kennzeichnen.

Diese selbst pflegen recht biegsam zu sein in Anpassung an den Platz. Die Spitzenzelle unterscheidet sich häufig höchstens durch ihre Abrundung oder leichte Zuspitzung von ihren Nachbarelementen, geht aber auch nicht selten in ein schwach gefärbtes Haar aus. Die Verlängerung solcher, wie auch der schwebenden Fäden erfolgt durch Teilung beliebiger Fadenzellen. Gewisse höher entwickelte Stufen aber können auch die Teilungen auf gewisse Zellen beschränken (Oedogonium) oder gar eine Scheitelzelle entwickeln.

#### b) Verzweigt, ohne Hauptachse.

Die einfachen Fäden der Ulothrix, Spirogyra usw. leiten hinüber zu den mehr oder weniger verzweigten Arten, die wiederum in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten. Einigermaßen einfach sind noch die Fäden

von Stigeoclonium (Fig. 195, **1**, 294). Mit ihrer geringen Verzweigung bilden sie nur ganz lockere Massen; in dem Maße aber, als jene sich steigert, entstehen die dichten Büsche anderer Chaetophoren, der Cladophoren (Fig. 222, **1**, 348), zahlreicher Ectocarpeen und Callithamnien. Bildungen, welche teils im strömenden oder sonst bewegten Wasser fluten oder in stehenden Gewässern sich gleichmäßig nach allen Seiten ausbreiten.

Die meist starke Entwicklung der Vegetationsorgane bedingt eine erhebliche Ausgestaltung der Haftorgane, denn alle hierher gehörigen Algen sind — jedenfalls primär — an irgendeinem Substrat festgeheftet. So genügen denn offenbar die einfachen Hafter und Rhizoiden wie sie bei unverzweigten Algen üblich sind, nicht mehr und wir erkennen die Bildung der im 1. und 2. Bande vielbeschriebenen Sohlen; das sind ja die auf der Unterlage kriechenden verzweigten Sproßsysteme, welche bei der Keimung zuerst gebildet werden, um erst einmal die Pflänzchen festzulegen.

Die aus ihnen entwickelten aufrechten Achsen sind monosiphon, d. h. aus einer Reihe von Zellen aufgebaut, die ebenso miteinander verkettet sind, wie diejenigen der unverzweigten Fäden. Eine Hauptachse ist nicht erkennbar, Mutter- und Tochtersprosse sind äußerlich nicht oder kaum unterscheidbar. Sie alle können mit Haaren endigen, d. h. die letzten Zellen sind länger und schwächer gefärbt, oder aber stumpf, d. h. die Endzelle ist nur gerundet und im übrigen den normalen Thallenzellen gleich gestaltet. Der Zuwachs kann durch Teilung beliebiger Zellen im Verbande der Fäden erfolgen; doch geht dieser Modus leicht in ein Spitzenwachstum über, bei welchem freilich die Scheitelzellen sich weder durch Form noch durch Größe nennenswert abheben. Das ist bei Cladophora-Arten der Fall, auch wohl bei einigen Chaetophoren. Im Gegensatz dazu entstanden bei anderen Chaetophoreen und weit präziser ausgestaltet bei den Ectocarpeen die interkalaren Vegetationspunkte, die so oft beschrieben sind (**2**, 9, Fig. 294).

Die Verzweigungen gehen von beliebigen Gliederzellen überall dort aus, wo keine ausgeprägten Vegetationspunkte oder etwas Ähnliches gegeben sind. Wo aber solche vorkommen, ist die Neigung vorhanden, die Anlage der Seitenorgane in die Nähe der letzteren — ganz naturgemäß — zu verlegen.

### c) Verzweigt, mit Hauptachse.

Aus dem Chaos der zahlreichen Sprosse und Äste, wie sie bei den oben besprochenen Formen üblich, heben sich nun in anderen Fällen einzelne Achsen — meist die älteren — heraus, und es beginnt eine Differenzierung, die in der Herstellung von Lang- und Kurztrieben gipfelt. Ganz augenfällig ist diese unter den Chaetophoreen bei der Draparnaldia, unter den Phaeophyceen bei Desmarestia, den Chordarien, Sporochnideen usw., geradezu klassischentwickelt begegnet sie uns bei den Florideen wie Batrachospermum, Gloeosiphonia, Wrangelia, Ceramium u. a. oder bei den Siphoneen wie Dasycladus und allem, was sich von ihm herleitet (**1**, 296, **2**, 242) usw.

Gliederung und Arbeitsteilung sind hier oft sehr weit vorgeschritten. Die Entwicklung beginnt meist mit der Sohle; diese produziert die wenig verzweigten Fäden der Jugendform (**2**, 242ff.) und dann aus oder neben ihnen die Langtriebe. Solche gliedern meist Kurztriebe ab, die in Wirteln, Büscheln usw. angeheftet sind. Die Arbeitsteilung ist deutlich. Die Langtriebe sind die mechanisch wirksamen, sie mögen auch Leitung und Speicherung übernehmen, ihre Färbung ist meistens schwach, durch Hyphen können sie verstärkt werden. Die Kurztriebe dagegen sind stark gefärbt, sie stellen die

Assimilatoren dar; freilich können sie auch in irgendeiner Form der Fortpflanzung dienstbar gemacht werden.

Die Regionen des Zuwachses und der Neubildung sind bei den genannten Algen recht verschieden gestaltet. Bei den hierher gehörigen Florideen sind typische Scheitelzellen die Regel (2, 242ff.), welche sogar gesetzmäßig Knoten- und Internodienzellen abgliedern können, bei den Phaeophyceen dagegen ist vielfach, z. B. bei Desmarestia, der charakteristische interkalare Vegetationspunkt gegeben, der nun freilich in der Gruppe der Spermatochneae in eine normale Scheitelzelle übergeht (2, 37).

Die Langtriebe entstehen oft genau so wie die Kurztriebe, eine Umwandlung der einen in die anderen ist leicht; in gewissen Fällen aber (Batrachospermum, Wrangelia [2, 248, 2, 253]) entwickeln sich die Langtriebe auf der Basis der Assimilatoren und damit entsteht dann ein Bild, das weitgehend an Blatt und Achselsproß bei den höheren Pflanzen erinnert, ein weiteres Zeichen für die starke Gliederung des Vegetationskörpers in diesen Gruppen.

Die Gliederung in Lang- und Kurztriebe wiederholt sich grundsätzlich in derselben Weise bei Plumaria, Antithamnion, Ceramium, bei Polysiphonia und anderen Rhodomeleen, endlich bei Delesseria usw., nur treten dadurch Komplikationen ein, daß die Kurztriebe, vielfach reduziert, in gesetzmäßiger Weise zu festen Geweben zusammenschließen. Es reizte schon, das im 2. Bande darzustellen, eine Wiederholung an dieser Stelle reizt nicht.

Um wiederum darzutun, daß solche Gliederungen nicht an bestimmte Verwandtschaftskreise gekettet sind, erinnere ich an Chara und Nitella (1, 439), die ja fast mit der typischesten aller Scheitelzellen wachsen, die Langtriebe und Kurztriebe mit und ohne Berindung entwickeln, dazu auch noch sexuelle Sprosse bilden.

Ebenso haben die zahlreichen Dasycladaceen deutlich die Lang- und Kurztriebe, wie das in 1, 368 geschildert wurde.

## 5. Größere Algen mit Gewebebildung.

### Verflechtung von Fäden.

Alle Algen, welche auf den vorstehenden Seiten beschrieben wurden, kennzeichnen sich durch einen „Zentralfaden“, der alles beherrscht und alle Seitenorgane abgliedert. Ihnen gegenüber steht eine große Zahl von Formen, denen diese Mittelachse abgeht, die vielmehr ihre Vegetationsorgane durch Verflechtung meist zahlreicher dünner Fäden entstehen lassen.

Unter den Siphoneen sind das z. B. Codium, Halimeda und Verwandte (1, 394), unter den Phaeophyceen Mesogloea, Castagnea, Myriocladia (2, 15ff.) und viele andere, unter den Florideen Nemalion, Dudresnaya usw. Sie alle führen in der Mitte längsverlaufende, wenig gefärbte Fäden, welche durch Querverbindungen wie auch durch Hyphen verkettet und verstärkt werden; an der Peripherie dagegen liegen dicht gedrängt radial gerichtete Zellreihen, deren Elemente um so intensiver gefärbt sind, je näher sie der Oberfläche liegen und je mehr sie photosynthetisch tätig sein können. Solche Formen haben mit dem Zentralfadentypus noch einige Ähnlichkeit, solange sich wenige Längsfäden finden, sie weichen um so mehr ab, je mehr deren Zahl wächst. Die erwähnten Florideen (2, 253) wie auch Pseudocodium wachsen (1, 395) nach den Vorschriften des Springbrunnentypus, d. h. die einzelnen Längsfäden haben Spitzenwachstum, sie gliedern nach auswärts Äste ab, die schwächer wachsen als sie selber. Bei den Braunalgen aber haben wir eine interkalare Wachstumszone (2, 15ff.) in jedem Faden, außerdem setzt eine sympodiale Anordnung ihrer Seitenzweige ein. Das letztere gilt auch für

Codium (1, 396). Die großen radial gestellten Rindenblasen, in welchen die Chlorophyllkörper vorzugsweise an die auswärts gekehrte Wand rücken, sind die Enden von relativen Hauptachsen, die zur Seite gedrängt wurden. So ist es auch bei Halimeda. Bei dieser Art tritt dann auch besonders die von den Endblasen gebildete Facettenrinde in die Erscheinung, ein typisches Assimilationsgewebe mit starkem Anklang, wie bei Codium, an das Palissadenparenchym der Blätter.

Wir haben zunächst von Sprossen geredet, die mit Ausnahme von Halimeda weich, oft wurmähnlich sind, weil die Gallerte, welche die Fadenmassen verkettet, beinahe halbflüssig genannt werden kann. Wird diese fester und derber, so kommen wir zu Algen wie Polyides, Furcellaria (2, 259) und zahlreichen Knorpelalgen wie Gigartina, Chondrus u. a. Ihr Bau weicht grundsätzlich nicht von dem oben geschilderten ab. Einzelheiten enthält 2, 274.

Gewebebildung durch Teilung.

Knorpelgewebe sind auch den Laminarien eigen. Es ist (2, 153) eingehend geschildert worden, wie sich diese bei Chorda und bei den Laminarien im weitesten Sinne aus Fäden und Flächen auf Grund von Längs- und Querteilungen entwickeln und wie hier wohl die weitestgehende Arbeitsteilung zustande kommt; sind doch hier nicht bloß Assimilations- und Speicherzellen, Hyphen und Hafter, sondern auch Leitungsbahnen gegeben, welche den Siebröhren der Samenpflanzen fast auf ein Haar gleichen. Spitzenwachstum ist bei den Laminariaceen höchstens in der Jugend vorhanden, später treten die charakteristischen interkalaren Wachstumszonen auf, die in dieser Form nur hier bekannt sind.

Die äußere Ausbildung der Laminarien steigt von einfachen Fäden (Chorda) zu den bekannten gestielten Blättern und weiterhin zu Baumformen (Lessonia) empor, über die später noch einiges berichtet werden soll, wenn wir von den spezifischen Anpassungen erzählen.

## 6. Algen mit auffallender Gliederung.

Eine besondere Reihe von hoch entwickelten Algen beginnt mit den Sphacelarien.

Haftscheiben und Verstärkungshyphen kehren hier in bekannter Weise wieder; die Sprosse aber, welche sich von ihnen erheben, besitzen ganz charakteristische Scheitelzellen (2, 85ff.). Solche gliedern im einfachsten Fall Segmente ab, welche sich kaum weiter teilen und monosiphone Fäden erstehen lassen, die sich verzweigen und an Cladophora erinnern. Die große Mehrzahl der Sphacelarien aber läßt die Segmente durch Längswände zerfallen und so entsteht zentrales und peripheres Gewebe, das zweifellos auch in seinen Leistungen verschieden ist. Nicht genug damit, es kommen (2, 88) Berindungen usw. vor, welche den Bau komplizieren. Bei den höher entwickelten Formen (Halopteris, Stypocaulon u. a., 2, 96) beginnt ein eigenartiger Teilungsmodus der Scheitelzellen und führt zur Abgliederung von Sprossen, die axillär gestellt sind bzw. in diese Lage einrücken. In Verbindung damit steht dann die Ausgestaltung mannigfach geformter Lang- und Kurztriebe, die bei dem berühmten Cladostephus ihren Höhepunkt erreicht. Dieser wurde auf S. 103 des 2. Bandes eingehend beschrieben und abgebildet.

Mit einer charakteristischen Scheitelzelle wachsen auch die gesamten Fucaceen, sie lassen von dieser aus derbe Gewebemassen entstehen, die eine starke Arbeitsteilung unschwer erkennen lassen. Die Hautschicht dient ebenso wie die unter ihr liegenden Zellen der Photosynthese; nach innen folgen

speichernde und auch wohl leitende Zellen (2, 210), als festigende Elemente treten Hyphen hinzu. Diese schaffen besonders feste Haftscheiben.

Die Sprosse von Fucus sind einfache Riemen, die von Halidrys, Cystosira, Ascophyllum u. a. sind gerundet, und bei ihnen kann man schon Lang- und Kurztriebe ohne Schwierigkeiten unterscheiden. Die Kurztriebe führen die Fortpflanzungsorgane und werden vielfach nach Entleerung derselben abgestoßen. Den Höhepunkt der Entwicklung in dieser Reihe erreichen die Sargassen; sie kopieren höhere Pflanzen ganz und gar, indem sie (2, 204) Stütz- oder Deckblätter und in den Achseln derselben vegetative oder Fruchtsprosse produzieren. Die Entwicklung dieser Gebilde ist freilich eine andere als bei den Samenpflanzen; wie bei diesen fallen aber die Fruchtsprosse ab, die Deckblätter bleiben und fungieren weiter als assimilierende Organe. Eine Umwandlung von Kurztrieben oder von Sproßteilen in Schwimmblasen kompliziert den Bau.

Den aufrechten, ,,reich beblätterten" Büschen von Sargassum mögen eine Anzahl von kriechenden Formen angeschlossen werden, welche in die Gruppe der Florideen gehören. Das sind vor allem Leveillea, Euzoniella, Polyzonia (2, 329). Die Achsen dieser Algen sind dorsiventral, sie tragen auf der Bauchseite Hafter, auf den Flanken zweizeilig alternierende breite ,,Blätter", die wir als Kurztriebe aufgefaßt haben. Die Langtriebe stehen in den engsten Beziehungen zu diesen. Bezüglich der Einzelheiten sei auf Band 2 verwiesen. Dort wurde auch der Zusammenhang mit den Herposiphonien dargetan und gezeigt, daß die sogenannten Blätter ziemlich verwickelt gebaute Polysiphoniasprosse darstellen, daß sie demnach am ersten als Phyllocladien anzusprechen seien. Die Ähnlichkeit mit Lebermoosen, die auf den ersten Blick auffällt, beruht wohl auf der Lebensweise; deren Formen kriechen mit Vorliebe auf größeren Algen, wie die Lebermoose auf Baumstämmen.

### Pinselformen.

Eine Arbeitsteilung in einer etwas anderen Weise führten diejenigen Algen durch, welche man vielleicht als Pinselformen bezeichnen darf. Bei diesen trägt ein mehr oder weniger fester Körper dichte, intensiv gefärbte Fadenbüschel. Bei Aurainvillea haben wir einen einzigen dicken, aus verflochtenen Fäden bestehenden Stiel und ein gewaltiges, lockeres Büschel verzweigter Fäden. Nicht viel anders ist es bei Penicillus, Chamaedoris u. a. (1, 360). Bei Cymopolia (1, 370), unter den grünen, bei Sporochnus, Chnoospora, Cutleria, Nereia, Desmarestia (2, 43ff.) unter den braunen, bei Wrangelia Wilsonaea u. a. unter den roten Algen dagegen begegnen uns feste, meist stark verzweigte Sprosse, an welchen jeder Ast ein farbiges Bündel trägt.

Die festen Sproßteile sind recht verschieden gebaut, wie das in Band 1 und 2 geschildert wurde. Die Fadenbüschel dagegen stimmen untereinander weitgehend überein, sie haben offenbar auch alle die gleiche Funktion, sie dienen als Assimilatoren und gleichen in diesem Punkt den zerschlitzten Wasserblättern höherer Pflanzen, das um so mehr, als sie bei Desmarestia zu bestimmten Jahreszeiten verschwinden. Die Stämme mögen photosynthetisch tätig sein; sie dienen daneben natürlich der Speicherung und Leitung.

### Flächen.

Einen besonderen Platz nehmen diejenigen Vegetationsorgane der Algen ein, welche flächenförmig ausgestaltet sind. Kaum eine Familie entbehrt solcher Bildungen, und doch ist ihre Entstehung jeweils eine außerordentlich verschiedene.

Die Ulven (1, 291) haben einen ganz kurzen Stiel mit Haftscheibe und eine breite, schlaffe, grüne Fläche. Diese entsteht aus einem Ulothrix-ähnlichen Faden durch Teilung in zwei Richtungen. Ebenso Porphyra. Schon Monostroma ist anders; hier werden erst die bekannten Hohlkugeln oder Schläuche gebildet, welche nachher zu einschichtigen Lappen aufreißen. Tetraspora mag ähnlich sein (1, 244). Ganz anders die langgestielten Arten der Laminaria. Sie nehmen auch den Ursprung aus Fäden (2, 125), welche sich durch gleichsinnig gerichtete Teilungen verbreitern, später aber entstehen doch die dicken Stiele und die derben Spreiten mit einem verwickelten Gewebebau. Zudem tritt die bekannte interkalare Wachstumszone auf, die sich dann bei Lessonia, Macrocystis u. a. so merkwürdig ausgestaltet. Die ersteren gewinnen den Wuchs von Bäumen, die letzteren passen sich mit ihren Schwimmblasen den Blättern und dem schwankenden Stamm ganz der Wellenbewegung an.

Sind die eigentlichen Laminarien ohne Mittelrippe, so bildet sich eine solche bei Agarum, Costaria, Alaria u. a. Bei letzterem ist sogar eine derbe Mittelrippe in der sonst sehr zarten Spreite zu erkennen, eine weitere Annäherung an das Laubblatt. Zudem tritt hier eine Trennung zwischen den vegetativen Regionen und den der Fortpflanzung dienenden „Sporophyllen" ein (2, 149).

Laminarien im Kleinen sind die Udotea-Arten (1, 391), ihr Aufbau aus verflochtenen Fäden freilich erinnert in nichts an die Gewebe der Laminarien. Das gleiche gilt für die Flächen der Anadyomene (1, 358). Padina pavonia wiederum hat zwar im Wuchs mit jenen große Ähnlichkeit, weicht im Bau aber radikal ab, und sein Wachstum mit Scheitelkante findet unter allen vorerwähnten Arten nicht seines gleichen. Das gilt auch für Cutleria adspersa (2, 110), deren interkalare Wachstumszone mit den Fransenhaaren ja oft genug beschrieben ist. Gemäß ihrer Entstehung zeigen diese Algen naturgemäß auch einen recht verschiedenen inneren Bau, immerhin ist meistens ein oberflächliches assimilierendes Gewebe von einem helleren inneren, das offenbar speichert, leicht unterscheidbar.

Unter den Florideen sind wieder Blattformen in genügender Menge vertreten. Ich erinnere zunächst an Nitophyllum, als an die Ulven-ähnlichste Form, dann an Delesseria mit ihren Mittel- und Seitennerven. Die Entwicklung wurde früher beschrieben (2, 297), ich erinnere daran, daß das Wachstum in der Regel von einer Scheitelzelle ausgeht. Bei Delesseria zumal ist der Aufbau aus Haupt- und Nebenachsen überaus deutlich. Das trifft auch für flache Rhodomeleen zu wie Pterosiphonia, Dictymenia, Amansia u. a.

Freilich sind die Fäden, welche diese Flächen aufbauen, ganz anders konstruiert als bei Delesseria. Wiederum anders verhalten sich die großen Flächen der Iridaea, Glaphyrymenia usf. Alles zu beschreiben ist unmöglich.

Die blattförmigen Algen sind nicht bloß in ihren Stielen, sondern auch in ihren Spreiten beweglich bzw. schlaff, offenbar in Anpassung an die Wasserbewegung. Wo die Spreiten starrer werden, tritt gern eine Durchlöcherung ein. Das ist typisch der Fall bei Agarum und Thalassiophyllum (2, 147f.). Ihnen schließen sich Claudea (2, 305), Mertensia u. a. unter den roten, Struvea, Boodlea (1, 361) u. a. unter den grünen Algen an. Bau und Entstehung solcher „Blätter" ist grundverschieden in den genannten Gattungen. Ihnen muß man wohl im gewissen Sinne anschließen Halopteris (2, 16) und Thuretia. Zwar werden die Zweigenden oder irgend etwas Ähnliches nicht sekundär miteinander verkettet, aber die starre Ausbreitung in einer Ebene, mit zahlreichen für Wasser passierbaren Zwischenräumen ist doch auch hier gegeben.

Die Krusten, Scheiben und sonstigen, dem Substrat angepreßten Flächen sollen an anderer Stelle besprochen werden.

*A*



*B*



Fig. 628. *Polysiphonia nigrescens* n. SVEDELIUS. *A* Nordseeform. *B* Ostseeform.

## C. Der Formwechsel.

Die Form, in welcher die verschiedenen Individuen einer Spezies uns entgegentreten, ist, wie heute allbekannt, die Resultante aus erblichen Eigenschaften auf der einen, aus Einwirkungen der Umgebung auf der anderen Seite. Je nachdem der eine oder der andere Faktor dominiert, erhalten wir Einzelpflanzen, die von dem sogenannten Typus der Art mehr oder weniger weit abweichen. Wir untersuchen hier nur, wie weit die Algen von außen her zeitweilig in besondere Formen gezwängt werden und besprechen die Versuche an Algen, welche auf Abänderung der Form abzielten. Alle morpho-



Fig. 629. *Fucus vesiculosus* var. *angustifolia*. Aus der Ostsee nach SVEDELIUS.

logischen Fragen, welche dem Experiment zugänglich sind, hier zu behandeln, ist natürlich nicht unsere Absicht, wir verweisen auf GOEBEL, PFEFFER, JOST u. a.

### 1. Abänderungen des Wuchses.

Algen und Tiere, welche im salzarmen Wasser leben, sind vielfach schwächer entwickelt als Individuen der gleichen Art in salzreichen Meeren, das weiß jeder Fischer; und die alten Algologen haben auch bereits darauf aufmerksam gemacht, daß manche Ostseeformen in ihrer Ausbildung gegen Nordseealgen zurückstehen. Vielfach äußert sich das nur in einer größeren Zartheit der Formen, wie ein Vergleich der Fig. 628*A* mit Fig. 628*B* ergibt Die Nordseeform von Polysiphonia nigrescens ist z. B. robust und relativ starr, die Ostseevarietät aber ist dünner, biegsamer. Ähnliches gilt für Rhodomela subfusca, Delesserien, Phyllophora, Chordaria, Ectocarpeen usw., darauf haben REINKE und SVEDELIUS hingewiesen.

Ähnliche Fälle sind an den Mündungen der Flüsse und Bäche in die See nicht selten zu beobachten, man vergleiche z. B. KJELLMAN, COTTON u. a. und besonders häufig ist auch darauf hingewiesen, daß in der Ostsee und in

anderen Meeresabschnitten, in denen der Salzgehalt langsam abnimmt, mit diesem auch die Algenformen sich ändern.

Besonders Fucus ist oft als Beispiel herangezogen, von ihm treten immer kleinere Formen (F. balticus, Fig. 629, F. angustifolia usw.) auf, je mehr wir uns vom Sund und den Belten ostwärts entfernen. SVEDELIUS, ARCHIZOWSKI und wohl noch manche andere Forscher haben diese Dinge beschrieben. Nicht bloß die Größe dieser Fucus-Varietäten nimmt langsam gen Osten ab, sondern es erscheinen auch Individuen, welche kaum noch die sonst so charakteristische Mittelrippe erkennen lassen; auch die Sexualität schwindet langsam, Konzeptakeln erscheinen an den im brackigen Wasser der Ostsee lebenden Formen oft überhaupt nicht mehr. Das alles möchte man gern auf Abnahme des Salzgehaltes schieben, allein so einfach sind die Dinge nicht. Denn nur wenige Exemplare der genannten Typen wurden



Fig. 630 n. COTTON. *Fucus vesiculosus.* Landform, wächst gemeinsam mit *Statice maritima.*

festgewachsen aufgefunden, die meisten liegen losgelöst auf muddigem, schlammigem usw. Grunde. Sie können sich wie Laubmoose durch Abfaulen der basalen, durch Verzweigung der apikalen Teile vermehren.

In alledem stimmen sie überein mit Fucusformen in salzreicheren Meeren, z. B. mit Fucus lutarius. SAUVAGEAU bearbeitete denselben ausführlicher und beschreibt, wie er u. a. mit Zostera nana auf sandig-tonigen Plätzen lebt. Haftscheiben hat er nicht, wohl aber steckt er mit der Basis seiner Sprosse im Boden und entsendet in diesen Rhizoiden wie eine Landpflanze. F. lutarius fruchtet, kommt aber sehr oft steril vor, und vermehrt sich gern durch Sprosse, welche aus den basalen Teilen des ganzen Verzweigungssystems reichlich hervorbrechen; ein Zeichen, daß die Oberteile gehemmt sind. In seiner ganzen Erscheinungsform leitet er hinüber zu einer Varietät von Fucus vesiculosus, die COTTON als muscoides bezeichnet (Fig. 630). Sie ist wohl das Paradoxeste,

was man an Algenvarietäten hat, lebt sie doch mit Statice maritima, Glyceria maritima u. a. auf Salzwiesen, welche nur während der Springtiden überflutet werden. Auch dieser Fucus ist steril; er steckt mit der Sproßbasis in dem fetten Boden der Salzwiesen und entsendet ebenfalls in ihn Rhizoiden. BAKER fand Pelvetia in ähnlicher Weise zusammen mit Salicornia usw.

Von der Norm weit abweichend sind auch die als var. Mackayi und var. scorpioides bezeichneten Spielarten des Ascophyllum nodosum. Die erstgenannte ist schon in früherer Zeit von den irischen Küsten beschrieben, COTTON hat neuerdings an sie erinnert. Die Alge ist nicht festgewachsen, sie liegt auf flachem, sandigem Boden in Gestalt von Ballen oder Rasen, die aus reich verzweigten Sproßsystemen zusammengesetzt sind. Auf den Lofoten bei Digermulus sah ich Ascophyllum nodosum normal wachsend und fruchtend auf Gestein, unmittelbar daneben aber liegen auf grusig-sandigem Boden lose bis kopfgroße Rasen einer schmalen, reich verzweigten Form, die nicht fruchtet. Ich habe mich gefragt, ob sie wohl aus abgerissenen Keimpflanzen hervorgehe, fand aber keine entscheidende Antwort.



Fig. 631. *Ascophyllum nodosum* var. *scorpioides* n. OLTMANNS.

Jedenfalls führt dieser Befund hinüber zur Varietät scorpioides (Fig. 631). Auf den ersten Blick würde man sie kaum mit Ascophyllum nodosum in Verbindung bringen. Denn von der normalen Abflachung des Ascophyllum nodosum ist kaum noch etwas wahrnehmbar; alle Zweige sind im Querschnitte gerundet, die Verästelung wird unregelmäßig (Fig. 631). Die für Ascophyllum nodosum charakteristischen Gruben, aus welchen sonst Kurztriebbüschel hervorbrechen, stehen ganz regellos und liefern meist nur einen Sproß, der häufig zum Langtrieb wird. Die Gewebe in den Zweigen sind etwas weniger entwickelt, sie bilden kaum Hyphen. Die Vermehrung erfolgt an Ascophyllum scorpioides ausschließlich vege-

tativ, durch Zerbrechen der Sprosse. Darüber haben Reinke und ich berichtet.

Diese Gebilde finden sich, wie schon in der Flora danica zu lesen, in der Gjenner Bucht (Schleswig) treibend (Reinke). Kylin findet sie auf schlammigem, mit Zostera bewachsenem Boden der Litoralregion an Schwedens Westküste. Hier sind die Basalteile der Sprosse in den losen Boden eingebohrt.

Blicken wir auf alles das zurück, so kann man unmöglich noch den Wechsel des Salzgehaltes allein für alle beschriebenen Veränderungen verantwortlich machen und das ist auch kaum jemals geschehen. Gewiß kommen alle jene Abnormitäten an Orten vor, an welchen das Salz in irgendeiner Weise herabgesetzt sein kann; aber es muß noch anderes hinzukommen. Bei Fucus muscoides ist es wohl der zeitweilige Übergang in feuchte Luft, in anderen Fällen dürfte die Loslösung vom Substrat eine Rolle spielen, welche einerseits die Belichtungsverhältnisse modifiziert, andererseits aber, und das scheint mir wichtiger, die Pflanzen an „unsaubere" Orte führt, dorthin, wo auch faulende Massen durch Strömungen zusammengetrieben werden. Ich meinerseits habe die reduzierten Fucusformen in der Ostsee nur an Orten gesehen, die auf dem Boden Mudde führten. Das muß freilich nicht immer so sein; aber auch auf den Lofoten schien mir der erwähnte Standort von Ascophyllum nicht übermäßig sauber zu sein. So liegt der Gedanke nahe, daß Verunreinigungen oder Beimengungen besonderer Art wenigstens teilweise die Ursache jener Abweichungen sein möchten. Dafür sprechen auch Versuche von Livingston, er erzielte bei Stigeoclonium Palmellenbildung durch Wässer, welche ganz bestimmten Sümpfen entnommen waren. Das ausschlaggebende Agens zu isolieren, gelang ihm naturgemäß noch nicht. Sonach muß man weiteres abwarten und kann vorläufig nur sagen, daß es sich bei den abweichenden Formen des Fucus usw. wie auch bei den Palmellen um Hemmungen handeln möchte, welche durch schädigende Stoffe herbeigeführt werden.

Voraussetzung für die beschriebenen Abweichungen von der Normalform ist, daß die beteiligten Pflanzen plastisch seien, und das ist die Gattung Fucus in hohem Maße. Das geht aus den vielen Varietäten und Formen hervor, welche seit alten Zeiten beschrieben sind. Neuerdings haben sich Sauvageau und Stomps mit diesen Dingen befaßt. Sie behandeln die einzelnen Arten und deren Varianten. Es ist oft ganz schwer zu sagen, ob diese zu der einen oder der anderen Fucus-Art gehören.

Bei Svolvaer auf den Lofoten kommt Pelvetia normal an den Klippen vor, sie gedeiht aber auch in Felslöchern, welche ungefähr an der Hochwassergrenze liegen und auch bei Ebbe mit Wasser gefüllt bleiben. Hier unterbleibt die charakteristische Einrollung des Thallus, derselbe ist völlig flach und etwas breiter als sonst, Konzeptakeln sah ich nicht. Die normalen Pelvetia-Pflanzen liegen bekanntlich viele Stunden des Tages völlig unbedeckt da, man könnte danach hier die ständige Benetzung für die Abänderung verantwortlich machen, aber sicher ist das auch nicht, und so bleibt bei kritischer Betrachtung aller behandelten Fälle eigentlich nur die Gewißheit übrig, daß die Außenwelt in den Gang der Ereignisse eingreift. Das aber ist betrübend wenig.

Nicht viel mehr ist auch von den Grünalgen zu sagen, welche teils als Land-, teils als Wasserformen auftreten. Ich erinnere an die Zygnemen, ferner an Vaucherien usw., die in feuchten Atmosphären ebenso gedeihen wie unter Wasser. Wir sprechen davon in einem späteren Kapitel und erinnern hier an die Angabe von Desroche, wonach Vaucheria geminata die Wasserform von Vaucheria terrestris ist.

Das bewegte Wasser ist imstande, grob mechanisch (scherend) zu wirken. Das besprechen wir unten. Es kann aber auch als Reiz formgestaltend

auftreten. Schon Foslie gab an, daß Laminaria saccharina an ruhigen Standorten mit schönem breiten Laub, in der Brandung dagegen schmäler, fast bandartig auftritt. Jönsson machte die gleiche Beobachtung nicht bloß an denselben, sondern auch an anderen Laminaria-Arten. Ebenso findet er die Umrisse und die Ausgestaltung der Alaria abhängig von Brandung, Strömung usw. Skottsberg vermutet, daß die schmäleren Formen der Macrocystis ihr Dasein stärkerer Wasserbewegung verdanken und Mc. Millan macht den Wellenschlag für die Tatsache verantwortlich, daß Alaria nana und Postelsia palmaeformis sich an gewissen Standorten der amerikanischen Küsten sehr ähnlich werden. So kann man schon annehmen, daß die meisten Laminariaceen auf bewegtes Wasser ähnlich reagieren.

Die Caulerpen passen sich ebenfalls an die Brandung an (Svedelius, Börgesen). Caulerpa racemosa hat an geschützten Stellen ziemlich lange aufrechte Sprosse; unter der Wirkung der Wellen verkürzen sich die Zweigsysteme und liegen dem Substrat ziemlich dicht an. Fig. 265, *3* u. *4* in **1**, 410 geben den Unterschied wieder. Caulerpa lactevirens und wohl noch andere Arten verhalten sich ähnlich.

Die Art der Reaktion ist bei Laminaria und bei Caulerpa verschieden, aber in beiden Fällen sind die aus der Bewegung des Wassers entstandenen Formen geeignet, sich mit der Brandung abzufinden.

Karsten fand, daß Sceletonema costatum (**1**, 185) in ruhigem Wasser seine durch Stäbchen verbundenen farbigen Zellen einander nähert, während es sie bei Bewegung entfernt. Die Beweiskraft der Karstenschen Versuche ist allerdings durch Schütt bestritten worden und auch die Angaben bezüglich der Laminarien geben noch keine ausreichende Vorstellung von dem, was im einzelnen vorgeht. Es muß ja vor allem untersucht werden, ob die Wasserbewegung als solche und der durch sie ausgeübte Zug wirksam ist oder auch daneben ganz andere Dinge, die mit ihr sekundär verknüpft sind, z. B. die Zuführung größerer Sauerstoffmengen. Ich halte zwar das letztere nicht für sehr wahrscheinlich.

Die Planktonorganismen wechseln ihre Form offensichtlich nach den wechselnden, durch Temperatur usw. bedingten Veränderungen der Viskosität Davon wird später berichtet.

Sehr häufig beeinflußt das Licht in entscheidender Weise den Habitus der Algen. Berthold weist auf die von manchen Algenzüchtern gemachte Erfahrung hin, daß sich in schwach beleuchteten Kulturen die Sohlen, Basalscheiben und wie sie sonst noch heißen mögen, ungemein stark entwickeln, während an ihnen die aufrechten Algensprosse nicht zur Ausbildung kommen, solange nicht eine stärkere Beleuchtung geboten wird. Das stimmt mit den Erfahrungen von Klebs überein, wonach Moosprotonemata nur bei guter Beleuchtung zur Bildung von Moosstämmen schreiten.

An diese Beobachtungen schließen sich Bertholds Erfahrungen mit Bryopsis an. Keimpflanzen dieser Alge, welche in schwachem Licht gehalten wurden, lieferten nur kriechende Fäden, wie wir sie in **1**, 402 beschrieben haben. Die aufrechten Fiedersprosse entstehen erst bei relativ intensiver Beleuchtung.

Aber nicht bloß die Anlage der aufrechten, assimilierenden Achsen, sondern auch deren weitere Entwicklung wird vom Licht beeinflußt, und im allgemeinen kann man mit Berthold festhalten, daß intensive Beleuchtung reichliche Verzweigung und gedrungenen Wuchs, mäßiges Licht dagegen geringere Zweigbildung an gestreckten Achsen induziert. Unser Autor illustriert das u. a. an Stypocaulon scoparium, an welchem er Sommer- und Winterformen unterscheidet. Im Winter bei schwacher Beleuchtung er-

scheinen die Büschel pyramidal, weil die Seitenäste der Hauptsprosse im Vergleich zu letzteren relativ wenig wachsen; im Sommer aber wird die Pflanze besenartig, weil die Hauptachsen im Wachstum zurückbleiben, während die Seitenachsen gefördert erscheinen und erstere fast überragen. Auch Callithamnion corymbosum wird im hellen Licht dichtbuschig, im Schatten weit lockerer. (Die Fig. 506, 2, 297 repräsentiert danach gut beleuchtete Exemplare.) Ähnlich sind Halopteris filicina, Spermathamnion, Polysiphonia, Pterothamnion Plumula, Antithamnion usw. Für letztere Floridee stellte Berthold unter Anwendung von Messungen fest, daß ganz schwach beleuchtete Exemplare gefiederte Kurztriebe nicht oder nur in geringem Umfange erzeugen; bei stärkerem Licht treten solche typisch auf, und im allgemeinen kann man dann sagen, daß mit gesteigertem Licht die Länge der axialen Gliederzellen abnimmt, während die Zellenlänge an den Fiederzweigen ganz erheblich vermehrt wird.

Tobler gibt umgekehrt an, daß bei Codium im Dunkel und Halbdunkel sich keine neuen Rindenschläuche bilden, daß aber die fädigen Schlauchteile sich strecken und damit das Gefüge der Rindenblasen lockern.

Auf osmotische Prozesse, aber auch auf Ernährungsvorgänge geht es zurück, wenn Klebs bei Stigeoclonium tenue reiche Verzweigung und gedrungenen Wuchs in 1%iger Nährlösung fand, während in Brunnenwasser längere Sprosse, aber geringere Verästelung bemerkt wurde.

## 2. Pleomorphismus.

Was ist das? Man könnte sagen: die unrechtmäßige Vermengung differenter Spezies. Denn um diese und um nichts anderes handelt es sich in zahlreichen Fällen, in welchen das Wort Anwendung fand. Wo in älteren und zum Teil noch in neueren Zeiten bei Pilzen, Bakterien und Algen das Wort Poly- oder Pleomorphismus fiel, da brachte man mehr oder weniger zahlreiche Formen in den Entwicklungsgang einer Spezies, die absolut nicht in denselben hineingehören. Heute weiß man dieses, und was man weiß, kam im 1. Bande zum Ausdruck. Klebs aber erinnert daran, daß es nicht weniger als dreimal nötig war, solche Irrlehren totzuschlagen, nämlich sukzessive und gesondert für Pilze, Bakterien und Algen. Die Algen kamen zuletzt daran. Während man über Billroths berüchtigtes Werk (1874), das ja alle Bakterien unter dem Namen Coccobacteria septica zusammenfaßte, schon am Ende der siebziger Jahre völlig zur Tagesordnung überging (s. de Bary), mußte Klebs noch im Jahre 1896 über Borzi (1895) verhandeln, der Protococcus, Botryococcus, Chlorococcum, Palmella, Tetraspora, Scenedesmus, Rhaphidium usw. in die polymorphe Spezies Protoderma viride zusammenwarf. Borzi ist, ich hoffe, der letzte seines Zeichens; angefangen hat aber die Sache schon früh, ich glaube mit Agardh, dem Meyen, Kützing, mit gewissen Einschränkungen auch Fresenius, Hansgirg u. a. folgten. Die älteren Forscher kombinierten noch Algen mit Moosprotonemen, die neueren begnügten sich mit der Vermengung von Protococcoideen u. a. Aber noch 1906 macht Hedlund z. B. die wenig wahrscheinliche Angabe, daß aus den Gonidien von Cystococcus humicola zellige Körper von Hormidium parietinum Stütz. und Prasiola crispa Menegt. hervorgehen können. So gilt auch hier das Wort de Barys vom Fischen im Trüben, das in der letztgenannten schwierigen Gruppe gerade noch möglich war.

Wie bei Pilzen und Bakterien, so waren es auch bei den Algen ungenügende Methoden und vor allem mangelhafte Beobachtung, gepaart mit mäßiger Aufmerksamkeit, welche zu jenen Irrfahrten führten, und wie

bei jenen Gruppen, so hat man auch bei den Algen längst erkannt, daß besonders für „kleine und kleinste“ Formen die Reinkultur unerläßliche Vorbedingung ist. Am stärksten haben das KLEBS und seine Schüler (ARTARI, SENN u. a.) betont, und BEIJERINCK hat die Sache dadurch besonders gefördert, daß er (meines Wissens zuerst) Gelatinekulturen grüner Algen (s. unten) einführte. Viele sind seither den genannten Forschern gefolgt, und auch CHODAT hat sich ihnen angeschlossen. Er ist der letzte Vertreter eines „gemäßigten Polymorphismus“. Er ist niemals BORZIS Spuren gefolgt, aber in seinen älteren Arbeiten hat er doch zweifellos noch Formen vereinigt, die nicht zusammen gehören, z. B. bringt er zu Scenedesmus im Jahre 1893 und 1894 noch Zellen, die er selbst wie auch sein Schüler GRINTZESCO später nicht mehr erwähnen. CHODAT hat, das ist für mich klar, anfänglich nicht mit Reinkulturen gearbeitet, später hat auch er sich zu solchen durchgerungen, und seither sind die Gegensätze, welche zwischen ihm und KLEBS, wie auch zwischen den Schülern beiden bestanden, wesentlich ausgeglichen.

Unter anderen ist es jetzt gerade GRINTZESCO, welcher hervorhebt, was andere nie bezweifelt hatten: Die Algenarten, besonders die kleineren Formen (Protococcales usw.), lassen sich nur mit Hilfe der Reinkultur unterscheiden, dann ergibt sich aber, daß die Spezies genau so konstant sind wie höhere Pflanzen. Unterschiede freilich ergeben sich insofern, als gewisse Arten den Einwirkungen der Außenwelt leicht zugänglich sind und auf solche mit Veränderungen des Wuchses antworten, während andere sich in solcher Weise nicht beeinflussen lassen. Z. B. hat man von Chlorella bislang nur die kugeligen Zellen erzielen können, trotz aller Variationen im Kulturmedium (s. a. GRINTZESCO), während es gelang, Scenedesmus nicht bloß in Kugelformen überzuführen, sondern auch ein Dactylococcusstadium von ihm zu erzeugen. Das ist ein Beispiel; aus dem 1. Bande des Buches lassen sich noch recht viele herauslesen, ich erinnere nur an die Palmellen der Volvocales, der Ulothrix, Chaetophoreen usw., ferner an die verschiedenen Formen, welche Fucus, Ascophyllum u. a. annehmen können, und weise darauf hin, daß die Batrachospermen, Lemaneen hier ebensowenig auszuschließen sind wie Cutleria oder Pogotrichum, von welch letzterem KUCKUCK zeigte, daß es unter gewissen Bedingungen Sporangien auf jedem Teil seines Vegetationskörpers, also auch auf den Sohlen usw., entwickeln kann.

Allüberall handelt es sich um formative Reize, und solchen gegenüber ist die eine Alge äußerst reaktionsfähig, die andere wenig oder gar nicht. Will man die ersteren als polymorph bezeichnen, so kann man das wohl tun, man muß sich dann nur vergegenwärtigen, daß dieser Terminus ein anderer ist als derjenige, welcher von den alten Algologen gebraucht wurde. Für mich hat das Wort aber einen so üblen Beigeschmack, daß ich es am liebsten ganz streichen möchte, es hat zu viel Unheil gestiftet, und wenn CHODAT gelegentlich von seinen Gegnern schärfer angefochten ist als vielleicht nötig war, so hat er sich das zum Teil durch den umfangreichen Gebrauch zugezogen, den er von jenem Worte machte, und zwar ohne dessen Bedeutung immer präzis zu formulieren. Unklarheiten über den Begriff des Polymorphismus haben offenbar auch TOBLER veranlaßt, alle abnormen Erscheinungen, welche er in kränkelnden Kulturen von Florideen wahrnahm, mit jenem Namen zu belegen.

CHODAT schreibt mir kürzlich, daß er Polymorphismus auffasse als einen „terme descriptif“, zu verwenden für die Fälle, in welchen eine Alge „se présente sous plusieurs aspects“. Das scheint mir aber etwas zu formalistisch zu sein, und die Sache stimmt auch nicht ganz mit dem, was sein Schüler GRINTZESCO, wie wir (s. oben) zeigten, hineinlegt. Schließen wir

uns den Darlegungen des letzteren an, so ist polymorph und „plastisch“ ungefähr dasselbe, und dann liegen Dinge vor, die eben im Pflanzenreich allgemein verbreitet sind. Alle Pflanzen sind bald mehr, bald weniger befähigt, sich an die Umgebung zu akkommodieren. Wasserpflanzen schauen anders drein, wenn sie aufs Land geraten. Buchen, Tannen, Birken usw. verändern ihren Wuchs je nachdem sie einzeln oder in Beständen wachsen, sie werden durch Wind und Schnee im Hochgebirge „gedrückt“ usw. Sind sie deshalb, ist Polygonum amphibium polymorph? Nein, sie sind anpassungsfähig und mehr sind auch die Algen nicht, die man polymorphe nennt. So lasse man eben jenes Wort weg oder man sei konsequent und dehne es auf das ganze Reich der Organismen aus, man nenne so alle Pflanzen, deren Primärblätter anders gestaltet sind als die Folgeblätter, ja wenn man Lust hat, auch solche, die Knollen, Zwiebeln usw. bilden — ich freilich mache dann nicht mit.

Ich diskutiere in dieser Richtung nicht weiter, betone aber, daß auch die Erkenntnis der Plastizität bei den Algen nicht alle Rätsel löst. Treten unter den Einwirkungen der Umgebung an einer solchen ungewohnte oder besondere Formen auf, so darf man dieselben nicht ohne weiteres in einen Topf zusammenwerfen.

Sind z. B. die Palmellen der Chlamydomonaden dasselbe wie diejenigen der Stigeoclonien u. a.? Ich glaube kaum. Letztere sind wohl Rückschläge (s. Chodat), wie auch die protococcoiden Formen der Trentepohlien, und deshalb mag man sie verwerten, um die Fadenformen von den Protococcen usw. herzuleiten. Ob man die ruhenden Chlamydomonas-Zellen ebenso auffassen darf, ist mir zweifelhaft, sie scheinen mir eher Hemmungsbildungen zu sein, die besonders das Leben auf feuchtem Substrat ermöglichen. Hemmungen sind auch sicher die Ursache der Entstehung eines Schizomerisstadiums bei den Ulotricheen, Chaetophoreen und mancher analoger Bildungen.

Das aber kann man wiederum weder für die Jugendstadien von Batrachospermum, Lemanea usw. (s. a. Peter) behaupten, noch für die Aglaozonia-Bildungen der Cutleria. Hier handelt es sich um spezische Anpassungen, die einerseits an höhere Wasserpflanzen, andererseits an Uredineen usw. erinnern.

Doch dem mag sein wie ihm wolle, bei den sogenannten polymorphen Algen ist (ebenso wie bei anderen Pflanzen) das Bild, welches sie im gegebenen Moment bieten, die Resultante aus formativen Reizen auf der einen, aus ererbter Eigenart auf der anderen Seite.

Im vorstehenden ist das wieder abgedruckt, was ich in der ersten Auflage schrieb. Seither hat Chodat in zwei umfangreichen Büchern gegen meine Auffassung Stellung genommen. Der Ton, in welchem er mich angreift, überhebt mich der Antwort. Überzeugt hat er mich nicht und für mich bleibt es dabei: Chodat hat in älterer Zeit durch unzureichende Beobachtung manche Verwirrung geschaffen, er hat sich später von alten Fehlern innerhalb gewisser Grenzen freigemacht, aber auch in seinen letzten Schriften sind die tatsächlichen Angaben nicht immer unanfechtbar. Noch nicht vor langer Zeit mußte Moore seine Angaben über Eremosphaera verbesssern und im Jahre 1915 noch schreibt Petersen:

„Die Arbeiten von Borzi und Chodat haben klar ergeben, daß zwei wohlunterscheidbare Algen existieren, welche unter dem Namen Pleurococcus vulgaris gingen. Die eine besitzt ein Pyrenoid im Chromatophor, der anderen fehlt dieses.

Mag nun auch CHODAT der Algenkunde einen erheblichen Dienst geleistet haben, indem er die Beziehungen dieser beiden Arten klarlegte, so beging er doch besonders in seinen früheren Arbeiten (1894—1902) den Fehler, Formen zu ihnen in Beziehungen zu setzen, die ihnen ganz fremd sind. Er begnügte sich damit, einfache Beobachtungen in der Natur anzustellen und glaubte daraufhin Formen vereinigen zu können, die sich oftmals zusammen vorfinden und deren Zellen eine gewisse Ähnlichkeit ihrer inneren Struktur zeigten. Es besteht kein Zweifel, daß diese Art des Vorgehens in mehr als einem Fall zu Irrtümern geführt hat. In seiner jüngsten Arbeit (1909) hat er auf Reinkulturen zurückgegriffen und die so erzielten Ergebnisse stimmen zum Teil mit seinen älteren Angaben überein. Aber in anderen Punkten, und selbst in sehr wesentlichen, stehen diese neuen Beobachtungen in vollem Widerspruch zu dem, was er früher veröffentlicht hatte. So findet er bei Pleurococcus Naegelii das Trochisciasstadium nicht mehr (die Pleurococcuskolonie mit höckerigen Wänden, die er auf Taf. 1, Fig. *C* gezeichnet hat, verdienen diesen Namen nicht).

Was den Pleurococcus vulgaris betrifft, so findet er in den Reinkulturen die zahlreichen Formen und Entwicklungsstufen nicht mehr, die er ihnen 1902 in seinen „Algues vertes" zuschreibt. Er behält für die sphärischen Zellen seiner Taf. 2, Fig. 12 die Bezeichnung „Cystococcusstadium" bei, aber sie stimmen wenig überein mit dem, was er 1902 in Fig. 192, 193 darstellt. Nach TREBOUX 1912 sind das ausgezeichnete Abbildungen der Alge von Xanthoria parietina, die weder mit Pleurococcus vulgaris noch mit Schizogonium etwas zu tun hat."

Danach hat CHODAT auch heute noch allen Grund, etwas zurückhaltend zu sein.

## 3. Umformung einzelner Glieder des Thallus.

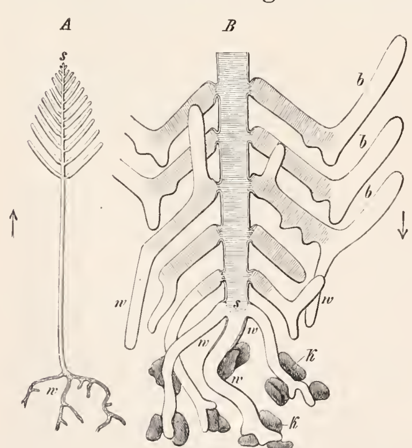


Fig. 632. *Bryopsis* n. NOLL. *A* normale, *B* umgekehrt in Sand eingesetzte Pflanze. *w* »Wurzeln«, *s* Scheitel, *b* »Blätter«, *k* Sandkörner.

Die „Metamorphose" des einen oder anderen Organs am Algenkörper ist keine seltene Erscheinung. Wir wissen, daß Caulerpa auf ihren Flachsprossen neue Organe gleicher Art erzeugt. JANSE schnitt nun „Blätter' der Caulerpa so durch, daß ganz junge Blattanlagen in die unmittelbare Nähe der Wundfläche zu liegen kamen. Jetzt entwickelten sich diese nicht gleichsinnig weiter, sondern viele wurden zu Rhizoiden oder gar zu Rhizomen. Hier konnte ein äußerer Faktor nicht verantwortlich gemacht werden. Das ist anders bei Bryopsis, hier wirkt das Licht entscheidend ein. Schon BERTHOLD beobachtete, daß die Scheitel der fiederig verzweigten Sprosse unserer Siphonee in sehr schwachem Licht rhizoidartige Fäden produzierten, und NOLL wie WINKLER haben dann diese Erscheinung näher studiert. Umgekehrtes Einpflanzen der grünen Triebe in Sand (Fig. 632), Umhüllen der-

selben mit Gips, Stanniol usw. in jeder beliebigen Lage sorgt dafür, daß sich an den Fiedern Rhizoiden bilden. Der Versuch gelingt allerdings nicht immer, besonders dann nicht, wenn die fraglichen Sprosse noch die Möglichkeit haben, sich einfach heliotropisch usw. zu krümmen. Die Überführung der Rhizoiden in Stämmchen ist ebenfalls möglich, aber im Experiment wohl nicht immer ganz so leicht zu erreichen.

Bei Derbesia ist die Umwandlung von Sprossen in Rhizoiden durch angemessene Lichtentziehung nach Winkler leicht ausführbar, und nach Stahl gehen die unterirdischen, farblosen „Ausläufer“ des Oedocladium durch Beleuchtung in aufrechte grüne Triebe über, während diese letzteren, wohl bei Lichtmangel, sich in farblose Fäden umwandeln können.

Giesenhagen berichtet über Umwandlungen von Rhizoiden in Zweigvorkeime bei Charen und ähnlicher Beispiele wird es noch mehr geben.

Erwähnt seien noch die Rhizoidbildungen bei Cladophora, Pitophora usw. (Brand, Wittrock, Miehe). Jene Organe gehen aus allen Zellen, sogar aus denen der Zweigspitzen hervor. Solche Vorgänge sind teilweise von der Entwicklungsstufe abhängig, denn nach Prowazek regenerieren ältere Stammzellen von Cladophora Rhizoiden, jüngere dagegen grüne Äste. Wie weit das Licht einen Teil dieser Vorgänge auslöse, steht dahin.

Die Rhizoidbildung erweist sich auch sonst sehr weitgehend abhängig von der Umwelt. Bei Chara (Richter) entstehen die Wurzelfäden durch Verdunkelung, bei Callithamnion, Ectocarpus, Stigeoclonium usw., nach Berthold wohl auch durch Lichtentziehung; in anderen Fällen aber wirken andere Agentien, z. B. bildete Spirogyra fluviatilis in einer Zuckerlösung (Borge) reichlich Rhizoiden. Ob das eine osmotische oder eine andersartige Wirkung sei, steht nicht fest. Auch sonst sind in der Literatur mancherlei Angaben über Rhizoidbildung zerstreut, in welchen die Ursache nicht völlig klar liegt. Immerhin mag noch einiges erwähnt werden. Bei Spirogyra fluviatilis Hilse, bei Vaucheria clavata-Keimlingen usw. konnte Borge unter Verwertung der älteren Literatur feststellen, daß die Berührung mit dem festen Substrat eine der Ursachen der Rhizoidbildung ist.

Für viele andere Fälle sind die Dinge experimentell nicht hinreichend geprüft, aber man wird doch mit Goebel annehmen dürfen, daß z. B. bei Plocamium die Hafter auf einen Kontaktreiz hin entstehen; die Krallen der Laminarien dürften sich ebenfalls infolge eines solchen Reizes an der Spitze verbreitern und die Rhizoiden, die sich z. B. bei den Florideen napfartig gestalten, sobald sie auf festes Substrat stoßen, werden das auch nur können, wenn sie für Berührung empfindlich sind usw.

Den Rhizoiden mögen die Haarbildungen gegenüber gestellt sein. Vielfach entstehen und schwinden sie unter Einwirkung des Lichtes, so zwar, daß helle Beleuchtung sie hervorruft, Schatten sie beseitigt.

Berthold hat zuerst sehr richtig auf diese Dinge aufmerksam gemacht, ich selbst konnte dann in vielen Versuchen seine Angaben bestätigen. Grüne buschige Algen sowohl, als auch Codien u. a., Ectocarpeen, Dictyotaceen, Fucaceen usw., kleine und große Florideen, besonders zahlreiche Rhodomelaceen sah Berthold an schattigen Standorten fast haarlos, während sie sich an sonnigen zu der gleichen Jahreszeit mit einem dichten Haarpelz überzogen, der alles, besonders aber die jugendlichen Spitzen, wie mit einer Wolke umhüllte, und ich konnte in der Kultur Exemplare von Fucus oder Rhodomela oder Polysiphonia zur reichlichen Haarbildung nötigen, wenn ich sie an ein sonniges Fenster brachte; ich konnte an den nämlichen Exemplaren das Verschwinden der Haare veranlassen, wenn ich sie beschattete, z. B. sie vom Fenster entfernte.

Danach ist kein Zweifel, daß die Haarbildung vom Licht induziert wird. Eine andere Frage ist natürlich damit noch nicht beantwortet, nämlich die, ob die Haare auch dem Lichtschutz dienen. Darüber wird später gesprochen.

Übrigens erscheint es nicht notwendig, daß die Haare der verschiedenen Algen stets aus den gleichen Gründen entstehen, auch Wachstumshemmungen beliebiger Art, wie ich sie z. B. durch häufigen Wechsel in der Konzentration des Seewassers erzielte, können bei Rhodomeleen Haarbildung zur Folge haben.

Eine solche ist natürlich auch noch von der spezifischen Befähigung der einzelnen Arten abhängig; in der gleichen Beleuchtung kann die eine Algenform Haare bilden, die andere nicht.

Eine Wirkung des Lichtes, die derjenigen bei der Haarbildung ähnlich ist, gibt sich nach Berthold bei den Chylocladien zu erkennen. Die kleinen Zellen der Rinde, welche zu äußerst liegen, sind an gut belichteten Stellen der Sprosse weit zahlreicher als an beschatteten.

Es handelt sich hier überall um eine Vermehrung ganz bestimmter Zellen, welche durch das Licht in die Wege geleitet wird, und insofern erinnern die Erscheinungen an das, was Stahl an Laubblättern beobachtet hat.

Überhaupt stellen ja die hier erwähnten Vorkommnisse nur Spezialfälle von dem dar, was man bei höheren und niederen Pflanzen kennen gelernt hat. Ich erinnere nur an die Versuche mit den Brutknospen von Marchantia, an die Beeinflussung der Koniferenzweige durch die Außenwelt, an die Abflachung der Cacteensprosse im Licht und an vieles andere. Solche Dinge eingehender zu besprechen, erscheint hier unnötig, weil sie von Goebel auf der einen, von Pfeffer auf der anderen Seite zusammenfassend behandelt worden sind.

## 4. Die Polarität.

Seit Rosenvinge sind die frisch befruchteten Eier (Zygoten) der verschiedenen Fucaceen ein willkommenes Objekt, um an ihnen die Polarität und deren Beeinflussung zu studieren; man weiß, daß sie im Dunkeln nach beliebigen Richtungen auskeimen, die entstehenden Rhizoiden lassen jede Orientierung unter diesen Umständen vermissen. Bei einseitiger Beleuchtung aber ist der Sproßpol dem Licht zu-, der Wurzelpol diesem abgekehrt. Winkler erweiterte diese Befunde an Cystosira, Kniep an Fucus. Es ergab sich, daß die Polarität induziert ist ehe die Kernteilung beginnt und ehe eine Querwand Wurzel und Sproß voneinander scheidet. Bei Cystosira bedarf es einer vierstündigen Belichtung der Zygoten — vom Moment der Befruchtung an gerechnet — um die Polarität zu induzieren. Die Keimung freilich erfolgt erst nach 16—18 Stunden. Ob man von der 4. bis zur 16. Stunde und weiter belichtet oder nicht, ist ziemlich bedeutungslos. Bei Fucus ist die Polarität nach der 13. Stunde — wiederum vom Befruchtungsmoment an gerechnet — festgelegt. Hier ist die Behandlung von der 1. bis zur 11. Stunde verhältnismäßig bedeutungslos. Entscheidend ist die Belichtung in der 12. und 13. Stunde. Die Keimung der Zygote vollzieht sich in der 17.

Notwendig ist freilich das Licht für diese Dinge nicht, auch chemische Agentien können die Polarität beeinflussen, sah doch Kniep und nach ihm Hurd, daß Zygoten, welche mit älteren Thallusstücken von Fucus in Berührung waren oder in deren Nähe lagen, ihren Wurzelpol immer gegen diese kehrten. Welche Verbindung dabei wirksam ist, konnte freilich nicht herausgebracht werden.

Die Vorgänge erinnern an STAHLS Erfahrungen in bezug auf die Polarisierung der keimenden Sporen von Equisetum. In unserem Fall ist aber eine Orientierung der Kernspindel durch das Licht ausgeschlossen, es müssen hier Eindrücke auf das Zellplasma maßgebend sein, welche erst sekundär Kernspindel und Wand richten. Zudem handelt es sich nach NIENBURG nicht um die Richtung der Strahlen, sondern um Licht und Schatten. Wirksam sind nach HURD die blauen Strahlen.

Auch für die kugeligen Keimzellen der Florideen, Dictyotaceen usw. anzunehmen, daß äußere Faktoren die Lage der Rhizoiden usw. beeinflussen, liegt nahe, indes konnte ROSENVINGE in seinen Versuchen keine positiven Resultate erzielen, und direkt ausgeschlossen erscheint ein solcher Einfluß bei den Zoosporen und Zygoten, welche sich mit einer im voraus bestimmten Stelle ihres Leibes festsetzen, wie z. B. die Schwärmer der Oedogonien. Doch liegen auch hier meistens genauere Untersuchungen nicht vor, und dasselbe gilt, soviel ich weiß, für die Zoosporen der Vaucherien, die an sich wohl ein ganz geeignetes Objekt für das Experimentieren gäben.

Wie bei Equisetum, Marchantia u. a. ist auch bei den Fucaceen die einmal induzierte Polarität älterer Sprosse nicht mehr umzukehren; denn isolierte ältere Thallusstücke lassen Sprosse nur am apikalen Ende, Wurzelfäden usw. nur am basalen hervortreten. Dieselbe Erscheinung zeigt sich schon an zweizelligen Keimlingen. Zerstörte KNIEP an diesen die Wurzelzelle, so bildeten sich aus der Sproßzelle neue Rhizoiden, und zwar aus deren Unterende.

Ähnlich ist es gewiß bei zahlreichen anderen Arten, z. B. werden an Codiumsprossen, welche man in mehrere Zentimeter lange Stücke zerlegt hatte, am Oberende neue Vegetationspunkte, am Unterende Rhizoiden gebildet. Polarisiert sind auch die großen Zellen von Bornetia. Sie lassen, wenn man sie isoliert, am oberen Pol Sprosse, am unteren Rhizoiden hervortreten. Zerschneidet man die Achse der Polysiphonia und andere Rhodomeleen in Stücke, so tritt aus der Zentralzelle am Oberende ein neuer Sproß hervor. Am unteren Teile entsenden die Perizentralen Wurzelfäden. Ceramium, wohl auch Padina pavonia sind ähnlich. TOBLER freilich gibt an, daß die Polysiphonia nicht ganz selten ihre Zentralfäden basalwärts zu neuen Sprossen auswachsen lasse, und erwähnt, daß bei Bornetia Komplexe von mehr als vier Zellen die Polarität nicht mehr so deutlich erkennen lassen. Es scheinen hier innere und äußere Ursachen doch schon einen gewissen Einfluß auf die Polarität auszuüben [CHILD].

Als einen Versuch zur Polaritätsänderung mag man es deuten, wenn bei Dasycladus durch Belichtung der Basis der Hauptsprosse neue aufrechte Triebe angelegt werden (WOLFF). Doch ist das vielleicht auch nichts weiter, als eine Weckung von ohnehin vorhandenen Anlagen.

Alles das weicht von Bryopsis ab, hier kann auch im Alter die Polarität abgeändert werden, denn das, was wir oben (S. 72) schilderten, ist nichts anderes als eine Umkehr; das gleiche bedeuten die Rhizoiden, welche nach BRAND u. a. aus den Scheiteln der Cladophora, Pitophora usw. hervorgehen [BOROVICOV].

Caulerpa verhält sich im Alter wie Fucus und Marchantia; doch ist die Sache wohl ziemlich kompliziert, wie aus den Angaben von JANSE, MICHELS u. a. hervorgeht, die freilich nicht ganz leicht zu verstehen sind. Abgeschnittene Flachsprosse lassen neue Blätter nicht an der Spitze, sondern stets tiefer unten entstehen; demgemäß kann man einen Flachsproß etwa in drei Teile durch Querschnitte zerlegen und erhält aus dem obersten Stück keine, aus dem mittleren wenige, aus dem unteren zahlreiche Prolifikationen. Ungefähr dasselbe wird erzielt, wenn man mit JANSE Querwunden ($q$) anbringt,

welche nach ihrer Vernarbung Querbrücken bilden, die dann ihrerseits die Kommunikation zwischen den einzelnen Blattabschnitten unterbinden. Aus der Fig. 633 sieht man deutlich, daß im obersten Drittel nur Rhizome und vor allem Rhizoiden entstehen; im zweiten Abschnitte, wie auch im dritten bilden sich alle Organe, die überhaupt den Caulerpen eigen. Dabei stehen die Flachsprosse zu oberst, die Rhizome und Rhizoiden entwickeln sich nach der relativen Basis, so zwar, daß erstere immer etwas höher stehen als letztere. Pflanzt man nun Blätter — und zwar jüngere — umgekehrt in den Meeresboden, so bilden diese allerdings an den bedeckten Teilen Rhizoiden (Fig. 633, *1*); aber Blätter u. a. bilden sich an denjenigen Teilen des alten Flachsprosses neu, welche der Basis ziemlich nahe liegen. Ältere Organe sind weniger reaktionsfähig. Ich schließe daraus, daß zwar Rhizoiden aus allen Teilen der Pflanze können gebildet werden, daß aber die Entstehung der Blätter an gewisse basale Regionen vorzugsweise gekettet ist. Daran ändert auch eine Umkehr nichts. Janse spricht im Anschluß an seine Befunde davon, daß Caulerpa nur einen Pol habe, an diesen wird ein Meristemplasma durch „basipetale Impulsion“ getrieben und liefert die neuen Organe; eine Auffassung, die bislang wenig geteilt wird.

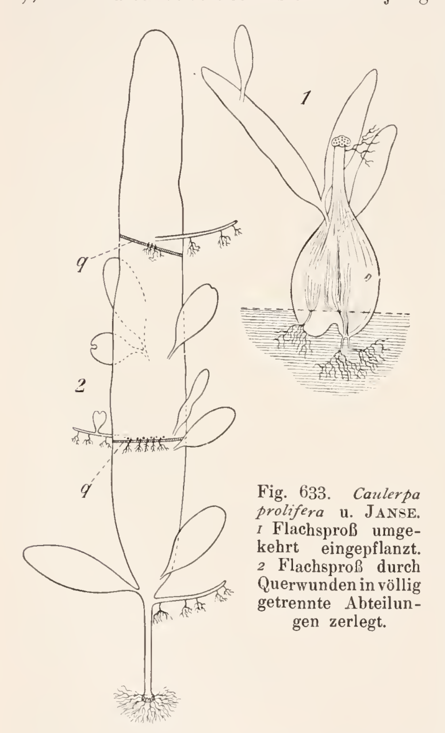



Fig. 633. *Caulerpa prolifera* u. Janse. *1* Flachsproß umgekehrt eingepflanzt. *2* Flachsproß durch Querwunden in völlig getrennte Abteilungen zerlegt.

## 5. Dorsiventralität.

Wir haben in Band 2 (S. 289) geschildert, daß Antithamnion (Pterothamnion) Plumula in einer Ebene verzweigt ist, und nur gelegentlich Kurztriebe entwickelt, welche zur Verzweigungsebene senkrecht stehen (Nägelis Adventiväste). Diese Beschreibung bezieht sich aber nur auf die recht häufigen Exemplare, welche an schattigen, ruhigen Plätzen einigermaßen konstant von einseitigem Licht getroffen werden. An anderen Orten, wo bei mäßiger Wasserbewegung die Pflänzchen des Antithamnion Plumula eine allseitige Beleuchtung erfahren, sieht die Alge derart modifiziert aus, daß Thuret von einem Pterothamnion crispum redete. Die Pflanzen erscheinen tatsächlich kraus, buschig, weil die Langtriebe nicht mehr in einer Ebene stehen, sondern nach allen Richtungen des Raumes orientiert sind, und weil außerdem die Kurztriebe zu viert aus einer Gliederzelle entspringen. Die sogenannten Adventiväste, welche bei den erstgenannten Formen nur angedeutet waren (Fig. 508, 2, 289), sind hier eben voll entwickelt. Daraus darf man mit Bert-

HOLD sicher schließen, daß das Licht dort, wo es konstant von einer Seite einfällt, die Langtriebe in eine zu seinen Strahlen senkrechte Ebene zwingt, und daß es außerdem die Entwicklung derjenigen Kurztriebe hemmt, welche zu der induzierten Verzweigungsebene senkrecht stehen. Es führt also radiäre Sprosse in bilaterale bzw. dorsiventrale über.

Noch bunter wird die Sache bei Antithamnion cruciatum. Die übliche Form, welche bei allseitiger Beleuchtung zum Vorschein kommt, zeigt aufrechte Achsen, welche (**2**, 290) die bekannten, alternierend gefiederten Kurztriebe in dekussierten Paaren tragen (Fig. 634, *3*). Einseitige Beleuchtung

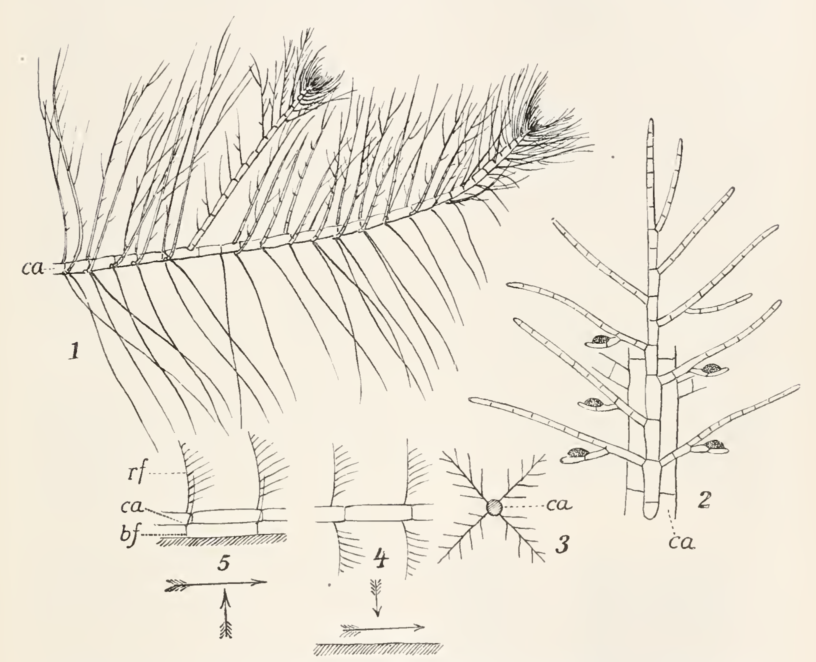



Fig. 634. *Antithamnion cruciatum* n. KUCKUCK, NÄGELI u. BERTHOLD. *1* Exemplar mit kriechendem Hauptsproß. *2* aufrechte Zentralachse mit gefiedertem Kurztrieb, von der Seite. *3* Dies. im Querschnitt. *4* Kriechende Achse, von oben beleuchtet. *5* Dies. von der Seite beleuchtet. (Vgl. die Pfeile.) *ca* Zentralachse, *rf* Rücken-, *bf* Bauchfiedern.

sorgt meistens dafür, daß die Hauptachsen auf dem Substrat kriechen (senkrecht zu den einfallenden Strahlen), auf welchen sie sich durch Rhizoiden festheften (Fig. 634, *1*). Am einfachsten ist wohl die Sache, wenn das Licht „von oben" einfällt (Fig. 634, *4*), d. h. wenn das mit der Bauchseite dem Substrat aufliegende Sproßsystem von der Rückenseite her beleuchtet wird. Dann stellen sich die Kurztriebfiedern in opponierten Zeilen auf die beiden Flanken (Fig. 634, *4*). Sie selbst werden flossenartig, indem sie nur eine Reihe von Seitensprößchen produzieren, welche nach vorn, d. h. gegen die wachsende Spitze der kriechenden Langtriebe gerichtet sind.

Fällt nun das Licht auf die rechte oder linke Flanke der kriechenden Hauptsprosse (Fig. 634, *5*), so bilden sich wieder zwei Zeilen von „Fiedertrieben", eine derselben steht auf der Rückenseite des Ganzen, die andere auf der Bauchseite. Die „Rückenfiedern" sind wiederum einseitig verzweigt und richten ihre Sprößchen nach vorwärts, die „Bauchfiedern" sind reduziert, sie krümmen sich aufwärts, entsenden aber aus ihrer Basalzelle Rhizoiden gegen das Substrat (Fig. 634, *5*).

Die beiden angeführten Fälle sind die Extreme in einer ganzen Reihe mannigfaltiger Reaktionen, welche Antithamnion dem Licht gegenüber zu erkennen gibt, das von verschiedenen Richtungen her auf die Pflanze einwirkt. Alles aufzuführen ist ganz unmöglich; für weiteres muß auf Berthold verwiesen werden.

Spermothamnion flabellatum, auch Callithamnion corymbosum, Halopteris filicina usw. lassen nach Berthold ähnliche, wenn auch nicht ganz so komplizierte Beeinflussungen durch das Licht erkennen.

Noch einige Beispiele aus anderen Gruppen: Noll fand, daß flach gelegte Assimilatoren von Caulerpa prolifera (s. a. Michels) neue Flachsprosse wie auch neue Rhizome stets auf der beleuchteten Seite bilden, mochte das Licht von oben oder von unten einfallen. Für die kriechenden Hauptachsen gilt ähnliches, die blattähnlichen Sprosse entstehen immer auf der beleuchteten Seite. Haberlandt glaubt, daß auch die Schwere einen Einfluß auf den Ort der Entstehung jener Gebilde habe. Er machte Versuche im Dunkeln. In solchen hatte schon Klemm die normalen Flachsprosse der Caulerpa vermißt, er sah an deren Stelle gerundete, mehrfach gabelig verzweigte Organe auftreten, welche sich als negativ geotropisch erwiesen. Michels freilich meint, daß in diesen Versuchen das Licht nicht völlig ausgeschlossen war. In absoluter Finsternis bilden die Caulerpen keinerlei Triebe.

Stigeoclonium tenue (Klebs) bildet seine Äste vorzugsweise an der Lichtseite aus, bei Coleochaete scutata (Kny) wird der belichtete Rand der Scheibe gefördert, der beschattete gehemmt. Der Thallus von Fucus ist bei schwacher Beleuchtung breiter als bei intensiver usf. Die Licht- und Schattenblätter der Blütenpflanzen werden bei alledem unwillkürlich ins Gedächtnis gerufen.

## 6. Verwundungen.

Die Verletzungen von Algen und deren Folgen sind am häufigsten an den Siphoneen studiert worden, und ich glaube, die ersten Beobachtungen über dieselben liegen ziemlich weit zurück, sie sind kaum aufzufinden. Konsequent behandelt aber ist die Sache erst von Hanstein, Schmitz, Klebs, Janse, Wakker, Klemm, Noll, Küster, Prowazek.

Zerschneiden wir mit Klemm einen Faden von Derbesia oder Bryopsis, so quillt aus den Schnittflächen Zellsaft rapide, fast spritzend hervor; er reißt einen Teil der kugeligen und faserigen Eiweißstoffe, deren wir auf S. 79 Erwähnung tun, mit sich aus der Zelle heraus. Diese verliert ihren Turgor, die Zellwand schnurrt vielfach etwas zusammen, und das Plasma hebt sich nicht selten am unverletzten Ende der Schläuche von der Wand ab.

Alsbald nach dem Zerschneiden des Plasmaschlauches ziehen sich die Chromatophoren von der Schnittstelle zurück, nur wenige werden (Fig. 635, *1*) an die Wundränder geführt. Diese aber beginnen sehr rasch sich nach innen zusammen zu neigen und jetzt wird das entstehende Diaphragma unter ständigem Zustrom von Protoplasma rasch geschlossen, wobei die Chlorophyllkörner sich in Form eines Ballens (Fig. 635, *2*) anhäufen. Das alles mag bei Derbesia etwa 5 Minuten in Anspruch nehmen.

Sofort nach Schluß der Wunde bemerkt man wieder Turgor im Schlauch und dieser beginnt die neugebildete Plasmakappe vorzuschieben. Zugleich sind lebhafte Strömungen emsig an der Arbeit, um die Chlorophyllkörper (Fig. 635, *3*) zunächst aus der Kuppe fortzuschaffen und dann wieder eine gleichmäßige Verteilung derselben vorzunehmen, die nach etwa 20 Minuten erreicht sein mag.

Von der Plasmakuppe wird dann nach einigen Stunden eine neue Membrankappe ausgeschieden, die sich an die älteren Wandteile anlegt. Auch dort, wo das Plasma sich am unverletzten Schlauchende abhob, pflegt sich neue Membran zu bilden.

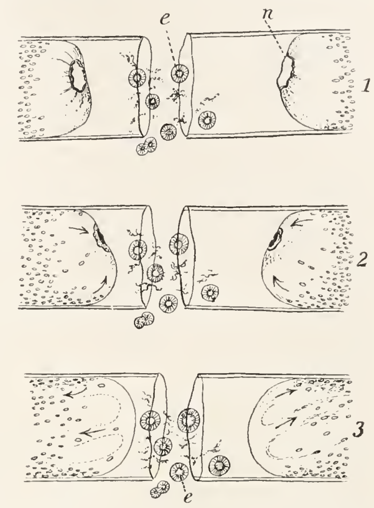



Fig. 635. Wundheilung an einem zerschnittenen *Derbesia*-Faden n. KLEMM. *n* Narbe, *e* ausgestoßene Eiweißkörper.

Mancherlei Einzelheiten übergehe ich und hebe nur hervor, daß die Vorgänge der Wundheilung bei Vaucheria (HANSTEIN, PFEFFER), Codium (BRUNS), Valonia, Fig. 636 (SCHMITZ, KLEMM), Bryopsis (NOLL), Siphonocladus (SCHMITZ), Udotea, Halimeda (KÜSTER) ganz ähnlich verlaufen, so daß eine Diskussion darüber unnötig wird [CHAMBERS und SEIFRITZ].

Caulerpa zeigt im wesentlichen dasselbe wie Derbesia, z. B. wird bei dieser Alge nach JANSE ebenfalls ein rapides Zurückweichen der Chromatophoren von der Wunde wahrgenommen. JANSE glaubt, daß dabei die plötzlichen Turgoränderungen mit im Spiele sind, welche ja durch die Verwundung herbeigeführt werden. Im übrigen zeigen sich in den Plasmasträngen dieser Alge bei dem ganzen Vorgange komplizierte Strömungen.

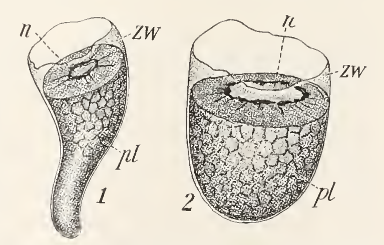



Fig. 636. Zerschnittene Blasen von *Valonia* n. KLEMM. *1* untere, *2* obere Hälfte. *zw* Zellwand, *pl* Plasma, *n* Narbe.

Bei dem Zerschneiden einer Siphoneenzelle fließt aber nicht bloß Zellsaft aus, auch andere Bestandteile des Organismus werden ausgestoßen. So beschreiben z. B. WAKKER, NOLL, JANSE u. a., wie bei Caulerpa aus der Wunde eine schleimige Masse hervorquillt, welche auch Chlorophyllkörper einschließen kann. Anfangs hell durchsichtig, wird sie später gelblich. Das ist Protoplasma; unter dem Schutze desselben, vielleicht auch mit seiner Hilfe, entwickelt sich die wundverschließende Wand. Aus den Schläuchen von Derbesia, Bryopsis usw. quellen nach NOLL, KLEMM, KÜSTER bei Verwundung die mehrerwähnten sphäritischen und faserigen Eiweißkörper hervor; auch sie dürften einen provisorischen Verschluß herstellen und zudem die neue Wand aufbauen helfen.

Natürlich gibt aber die Pflanze tunlichst wenig verloren, und sie ist sogar imstande, wichtige Körper, die bei der Verwundung ausgestoßen oder „abgesplittert“ waren, wieder an sich zu ziehen. Bruns gibt wenigstens an, und Prowazek scheint das zu bestätigen, daß bei Derbesia und Bryopsis von den plasmatischen Wundrändern nicht selten pseudopodienartige Fortsätze ausstrahlen; diese treffen (zufällig?) mit isolierten Plasmaklümpchen, die eventuell Chromatophoren einschließen, zusammen und ziehen sich dann mit diesen unter mannigfachen Strömungen zurück. Von Vaucheria werden in ähnlicher Weise auch Fremdkörper umschlossen (Pfeffer).

Notwendig ist es nicht, daß sich die neuen Hautmassen kappenartig an die alten ansetzen, bei Cladophora z. B. wird (Prowazek) nach dem Zerschneiden einer Zelle die ganze zurückbleibende Plasmamasse einheitlich von neuer Membran umhüllt, die entstehende neue Zelle steckt dann soweit in der alten Haut, als das Plasma in dieser zurückblieb. Ähnlich scheint die Sache bei Myrionema zu sein (Tobler). Löst sich das Plasma in der Zelle, z. B. durch Plasmolyse (Klebs), von der Wand ringsum ab, so wird es einheitlich mit neuer Membran umhüllt. Zerfällt es dabei etwa durch Druck in Stücke, so können auch diese eine neue Haut erhalten, vorausgesetzt, daß sie mindestens einen Kern behalten haben. Notizen darüber finden sich bei fast allen auf S. 78 erwähnten Autoren. Begreiflich ist es dann, daß auch Plasma, welches die Zellwand verlassen hat, eine neue Hülle bilden kann, sobald es wenigstens einen Kern sein eigen nennt; das ist z. B. der Fall bei Vaucheria (Prowazek).

Nichols brachte den Zellen von Nitella, Chaetomorpha u. a. kleine Verletzungen mit einer feinen Nadel bei. Aus der Öffnung tritt dann etwas Plasma heraus, das auch mit Chromatophoren usw. gemengt sein kann. Die Stachelkugeln der Nitella tragen mit zum Stopfen des Loches bei. Das Plasma bildet schließlich einen mehr weniger festen Pfropfen in der Öffnung. Nachdem dies geschehen, wird an der verletzten Stelle eine neue Wand gebildet, welche, zumal bei Chaetomorpha, mitten durch normales Plasma hindurch geht. Sie scheidet also die Zellbestandteile aus, welche der Wunde zunächst liegen und auch wohl nicht mehr ganz unverändert sind.

Zur Verletzung der Protoplasten bedarf es nicht immer einer Kontinuitätsstörung in der Zellwand. Durch Druck mit einer Nadel oder einem ähnlichen Instrument auf Derbesien, Caulerpen usw. gelang es Klemm, Janse, Prowazek u. a. bei intakter Zellwand Wunden im Plasma zu erzeugen. Diese werden im allgemeinen leichter geheilt als die früher besprochenen, im übrigen sind die Prozesse den erstbeschriebenen durchaus ähnlich; ich erwähne aber noch, daß Janse auf dem angedeuteten Wege in den flachen Teilen der Caulerpa Querwände erzeugte, welche die sogenannten Blätter ganz oder teilweise durchsetzten. Er erzielte damit eine völlige Veränderung in den Strömungen des Protoplasmas.

Gehen wir jetzt zu Algen über, deren Vegetationskörper im Sinne von Sachs zellulär sind, so bieten sich uns als einfachste die gewöhnlichen fädigen Formen. Von Spirogyren, Mesocarpen u. a. werden verletzte Zellen durch einen besonderen Mechanismus abgestoßen. In anderen Fällen entleeren zerschnittene Gliederzellen ihren plasmatischen Inhalt, die Wandung bleibt aber ziemlich lange erhalten. Die angrenzenden gesunden Zellen übernehmen dann ohne erhebliche Veränderung die Funktion von Endzellen; sie wölben sich natürlich meistens in die leeren Häute vor; dabei bildet Cladophora nach Tittmann an der bloßgelegten Querwand eine Kutikula aus. Nach Prowazek wandern bei Ulva die Kerne der der Wunde angrenzenden Zellen gegen diese hin und vergrößern sich dabei mitsamt den Chromatophoren.

Ähnliches wird öfter vorkommen, doch ist leider auf solche Dinge nicht immer geachtet.

Sekundär können an den fraglichen Zellen noch manche Veränderungen auftreten, z. B. erwähnt BITTER, daß die Außenwände derselben bei Padina zapfenförmige Verdickungen auf der Innenseite erhalten usw.

Nicht immer läuft aus zerschnittenen Zellen einfach der ganze Inhalt aus, oft genug bleiben Teile des Plasmas zurück, und diese können sich mit neuer Membran auch dann umgeben, wenn sie keinen Kern enthalten. Das widerspricht scheinbar dem, was wir auf S. 80 sagten. Allein PFEFFER resp. TOWNSEND haben gezeigt, daß eine solche Umhüllung nur dann zustande kommt, wenn die kernlosen Massen noch mit intakten kernhaltigen Zellen durch feine Plasmafäden in Verbindung stehen.

Auch TOBLER sah, wie in zerschnittenen Zellen von Bornetia und Griffithia sich restierendes Plasma mit Membran umgab; er hat aber leider nicht untersucht, ob dasselbe noch Kerne enthielt. Bei der ganz bekannten Vielkernigkeit jener Algenzellen wäre das sehr erwünscht gewesen.

Alle diese Erscheinungen kann man noch nicht als eine richtige Vernarbung bezeichnen. Eine solche wird aber besonders bei Phaeo- und Rhodophyceen fast überall wahrgenommen. In beiden Gruppen leiden besonders die größeren Tange nicht wenig unter Tierfraß; bald wird alles bis auf wenige basale Stummel vertilgt, bald werden die oberen flachen Teile in verschiedenen Umfange angefressen — und was Tiere nicht zuwege bringen, besorgen Eis, Wellenschlag usw.

Der Wundverschluß, welcher in allen diesen Fällen gebildet wird, pflegt von denjenigen unverletzten Zellen auszugehen, welche der Wunde zunächst liegen. Halten wir uns einmal an die von mir untersuchten Fucaceen, so sind es die normalen Zellen des Zentralkörpers (Markfäden), nicht die Hyphen, welche in Teilung eintreten, sobald sie bloßgelegt werden. Anfangs teilen sich nur vereinzelte Zellen durch wenige Wände (Fig. 637, *1*), später aber greift der Prozeß auf alle Markfäden über, welche an die Wunde grenzen (Fig. 637, *2*), und so entsteht eine zusammenhängende Schicht neuer Elemente, die dann bis zu einem gewissen Grade (Fig. 637, *3*) einheitlich wachsen kann.

Ganz ähnlich schildert KÜSTER, wie bei Sargassum verletzte Flachsprosse durch Teilen und Auswachsen der die Wunde begrenzenden intakten. Zellen ein Gewebe bilden, das an den Callus der höheren Pflanzen erinnert. Einem solchen gleichen auch weitgehend die Zellkomplexe, welche die Zweigstummel der Cystosira überwallen.

Trägt man bei Laminarien parallel zur Oberfläche des Blattes einige Zellschichten der Rinde ab (KILLIAN), so beginnen in den der Wunde benachbarten Rindenzellen — und vielfach wie bei Fucus —, auch in den tieferliegenden Schichten Teilungen, welche zu Zellreihen führen. Diese stehen natürlich senkrecht zur Thallus- bezw. Wundoberfläche, schließen dicht zusammen und regenerieren so die verlorene Rinde. Wird vom Stiel der Laminarien durch einen Längsschnitt fast die Hälfte des Gewebes entfernt, so sprossen aus allen unverletzten Zellen, also aus Zentralkörper und Rinde, wiederum Reihen, welche die verlorene Hälfte des Stieles regenerieren. Auf Querrisse und auf andere senkrecht zur Längsachse angebrachte Wunden reagieren die Blätter, zumal deren ältere Teile viel weniger gut. Es zeigt sich da besonders, daß die Rindenelemente weit leichter regenerieren als die zentralen Teile (KILLIAN).

Für Florideen vom Springbrunnentypus schildert DENYS (s. a. MASSART) die Erscheinungen des Wundverschlusses. Bei Polyides z. B. beteiligen sich

die kleinen Rindenzellen kaum an dem Vorgang, die großen Elemente dieses Gewebes dagegen und die Längsfäden besorgen das Nötige.

Von ihnen gehen wiederum Zellreihen aus, welche dicht zusammenschließen und durch mehrfache Teilungen an ihren Enden eine kleinzellige Rinde liefern. Der ganze Vorgang wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß hier die auf S. 260, Bd. 2 geschilderten und abgebildeten Fadenkomplexe

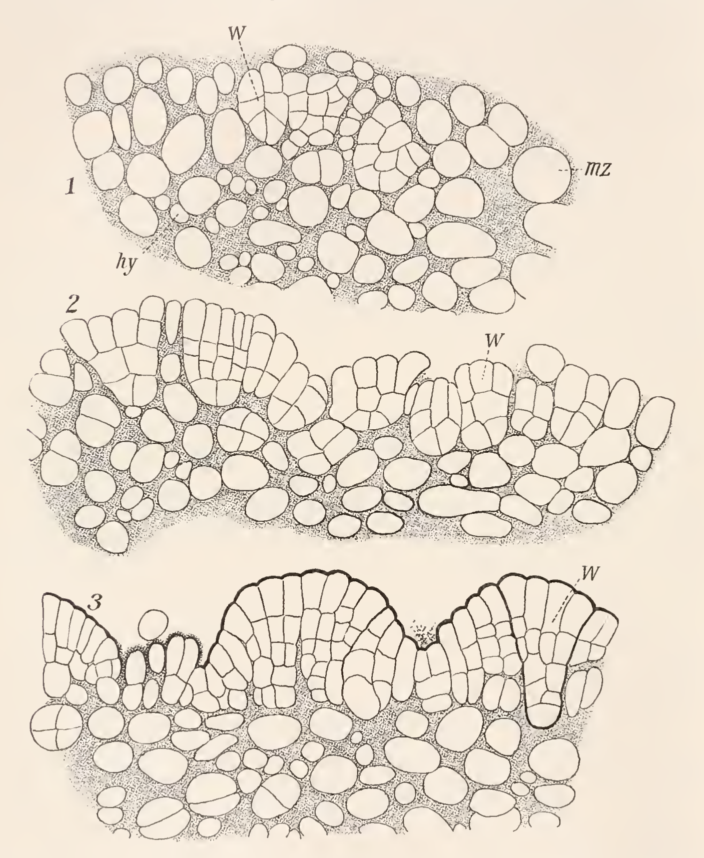



Fig. 637. Wundverschluß bei *Fucus vesiculosus* n. OLTMANNS. *mz* Markzellen, *hy* Hyphen, *w* Wundgewebe.

vorliegen, welche nach Verletzung neue Seitenzweige liefern. DENYS spricht von Längs- und Quer„hyphen". von welchen jener Wundverschluß ausgehe. Ich möchte annehmen, daß er die Längsfäden im Auge hat. Ist das richtig, dann liegen diese Fälle nicht so weit ab von dem, was ich für Fucus angab.

Bei Vertretern des Zentralfadentypus liegt die Sache ein wenig anders. Wirkliches Wundgewebe tritt hier kaum auf, z. B. runden sich bei Poly-

siphonia die intakten Zellen, welche der Wunde zunächst liegen, einfach ab, verdicken ihre Wände und damit ist die Sache fertig (MASSART, TOBLER).

KÜSTER stellt schließlich noch einige Fälle zusammen, in welchen im Gefolge von Verwundungen knöllchenähnliche Wucherungen auftreten. Es handelt sich hier aber wohl nicht einfach um einen Wundreiz, sondern auch um Infektion der Wunde durch Parasiten.

## 7. Ersatz verlorener Teile.

Wir haben bislang nur vom Verschluß der Wunde geredet; nunmehr erzählen wir vom Ersatz des Verlorenen. FIGDOR trug mit einem zarten Messer die Spitze der Hauptachse bei Dasycladus clavaeformis ab, alsdann tritt das Plasma aus der Wunde hervor und bildet am gleichen Ort einen neuen Scheitel.

TOBLER beseitigte die wachsenden Spitzen von Codium durch einen Querschnitt. Zunächst entstand ein Wundverschluß dadurch, daß sich die Rindenschläuche über der Schnittfläche zusammenneigten. Dann aber brachen aus der Basis der Rindenschläuche neue Zweige hervor, welche über die alten emporwuchsen und zu einem neuen, aus den bekannten Blasen gebildeten Scheitel zusammenschlossen. Diesen Vorgang kann man wohl Restitution nennen, wie üblich.

In anderer Weise tritt naturgemäß Ersatz des Verlustes ein, wenn der Scheitel als solcher nicht regeneriert wird, dann nehmen nach Verschluß der Wunde irgendwelche Nachbarzellen den Charakter von Scheitelzellen, Randzellen usw. an und wachsen weiter, „als ob nichts passiert" wäre. Das ist meistens der Fall bei fädigen Formen, mögen sie in Gestalt von Büschen usw. oder aber zu Scheiben kombiniert auftreten (s. z. B. SAUVAGEAU, Myrionema). Bei ersteren treten vielfach Seitenäste, ganz wie bei verletzten Nadelhölzern, in die Verlängerung der Hauptachse (z. B. bei den Characeen). Ähnlich Caulerpa. Wird von Rhizomen die Spitze etwa auf 2 cm Länge abgeschnitten, so schließt sich die Wunde und neben derselben treten neue Wurzelstöcke seitlich hervor. Werden von jüngeren Blättern wenige Millimeter an der Spitze abgeschnitten, so treiben aus der Spreite in unmittelbarer Nähe der Wunde neue Flachsprosse aus.

Relativ nahe an einer Wundstelle entwickeln sich auch bei Dictyota „Adventivsprosse" (KÜSTER), sie entstehen aus den normalen Zellen der Rindenschicht, die wir in **2**, 179 beschrieben haben.

Bei Delesseria, Haliseris u. a. sind die Zellen der Mittelrippe schon an normalen Pflanzen bevorzugte Orte für Bildung von neuen Sprossen. Die Neigung zur Entwicklung solcher wird aber ganz erheblich gesteigert, wenn die Spitzen der Hauptsprosse entfernt werden.

Schon hier stehen die Ersatzsprosse von der Wunde ziemlich weit entfernt. Das ist noch auffallender bei Fucus; wenn das Laub verletzt wird, vermehren sich die Adventivsprosse auf der Haftscheibe ganz bedeutend. Es muß also eine gewisse Fernwirkung einsetzen.

Schneiden wir die Spitzen von Polysiphonia ab, so tritt, wie schon oben erwähnt, die Zentralachse über die Wunde hervor und bildet einen neuen Sproß. Dieser entwickelt an seiner Basis sehr bald Perizentralen und letztere legen sich auf die gleichnamigen Organe der Wunde, so daß damit ein vollständiger Schluß erzielt wird (TOBLER). Für Sphacelaria schildert SAUVAGEAU im Gefolge von Verwundungen ein Hervortreten der mittleren Teile aus der Rinde, etwa so wie Fig. 638, das angibt, und SETCHELL erwähnt für amerikanische Laminarien eine Regeneration der Spreiten aus den querdurchschnittenen Stielen. Auch hier sind die äußeren Rindenschichten bei

dem Vorgang unbeteiligt. Bei europäischen Formen der gleichen Gattung konnte ähnliches bislang nicht beobachtet werden. Bei diesen tritt auch, so weit wir bislang wissen, nicht die Regeneration von Spreiten ein, die SETCHELL sah, wenn er das Laub in den Wachstumszonen der Länge nach spaltete. Doch reichen die Untersuchungen kaum aus, um endgültige Klarheit zu schaffen.

Bei Cladostephus treten ebenfalls aus den mittleren Teilen verletzter Hauptachsen neue Sprosse hervor und außerdem können abgebrochene Wirteläste zunächst Rhizome produzieren, welche dann ihrerseits wiederum Lang- und Kurztriebe liefern. Das erinnert an Chara, bei welcher aus den Knoten verletzter Pflanzen Vorkeime hervorgehen, welche dann auch wieder normale Sprosse liefern.

Wo an dem Thallus ruhende Scheitelzellen oder Initialen gegeben sind, wachsen natürlich diese nach Verletzungen aus, z. B. bei Ascophyllum. Wir wissen, daß bei dieser Fucacee zahlreiche Scheitelzellen in den Randgruben ruhen. Wird ein Langtrieb verletzt, so wird ein Teil jener Scheitelzellen zu neuem Wachstum angeregt und mindestens eine von ihnen produziert einen neuen Langtrieb, der an Stelle des alten tritt.

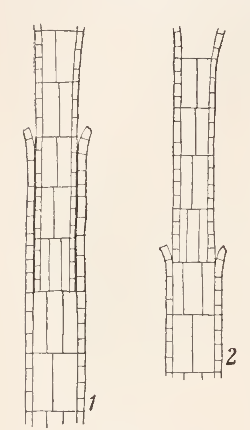


Fig. 638. *Holopteris obovata* n. SAUVAGEAU. Regeneration aus den zentralen Zellen des Thallus.

Ähnlich dürften auch bei den Sphacelarien die ruhenden Initialen infolge von Verletzung des Scheitels zu neuem Wachstum angeregt werden.

Etwas anders gestaltet sich die Sache bei vielzelligen Algen, welche einen umfangreichen Callus bilden, hier pflegt die Callusmasse mehr oder weniger zahlreichen Adventivsprossen den Ursprung zu geben. Das erfolgt z. B. bei Fucus, Pelvetia, bei Gelidium, Peyssonelia und zahlreichen anderen Florideen und Phaeophyceen, welche KÜSTER aufzählt. Bei den Fucaceen, speziell bei Fucus selber, präsentieren sich die ersten Anfänge so wie in Fig. 637, *3*, und ich sah, daß die neuen Sprosse mit Vorliebe im Anschluß an die Mittelrippe gebildet werden. Der Grund dafür ist nicht ohne weiteres ersichtlich. Man mag ihn mit KÜSTER in dem Umstande suchen, daß die Markfäden dort bevorzugt leitungsfähig für Nährstoffe sind. Vielleicht spielt auch die Verankerung der neuen in den alten Sprossen durch Hyphen eine, wenn auch sekundäre Rolle.

Das gleiche könnte für die Adventiväste der Cystosiren zutreffen, welche aus den abgebrochenen älteren hervorgehen [OKAMURA].

In allen Fällen muß die Außenwelt auf die Art des Ersatzes einen Einfluß ausüben. Temperatur, Licht usw. werden wirksam sein, und in dem letzteren lösen Strahlen von verschiedener Wellenlänge unter Umständen verschiedene Organe aus, z. B. behauptet MICHEELS, daß nur die stärker brechbaren Strahlen die Entstehung der Prolifikation von Caulerpa veranlassen.

Sprosse und Sproßteile, welche durch Schnitt, Zerreißung, Tierfraß usw. von ihrer Mutterpflanze losgelöst werden ohne ihre Spitze bzw. ihren Vegetationspunkt einzubüßen, können wieder zu einer neuen und ganz normalen Pflanze heranwachsen; das ist allbekannt. Sie brauchen sich nur mit Hilfe von Rhizoiden, Rhizomen usw. neue Wohnsitze zu gründen und

dann in gewohnter Weise weiter zu wachsen. Die Rhizoiden gehen entweder direkt aus dem Wundgewebe hervor oder entspringen doch mit Vorliebe in der Nähe der Wunde, d. h. an dem basalen Ende des betreffenden Pflanzenteiles. Z. B. schildern Janse und Wakker, wie sich bei Caulerpa an der Basis eines abgeschnittenen Blattes, in der Nähe der frisch entstandenen Narbe, Häufchen dichten, farblosen Plasmas sammeln, welche weiterhin ein Auswachsen zu Rhizoiden oder auch zu den kriechenden Rhizomen veranlassen können.

Jede Alge bildet natürlich die Rhizoiden in der ihr eigenen Weise, darüber wurde oben schon einiges gesagt, weiteres erscheint um so unnötiger als die Dinge ja sehr einfach liegen. Bemerkenswert ist vielleicht noch, daß alle die Bildungen, welche auf Anheftung abzielen, meist erst durch den Wundreiz, d. h. nach dem Abtrennen von der Mutterpflanze ausgelöst werden (s. z. B. Janse bezügl. Caulerpa).

Alles soeben Gesagte läßt sich schließlich auch auf Sproßstücke anwenden, denen sowohl die Spitzen als auch die unteren Regionen amputiert worden sind. Man kann ziemlich viele Algen recht weitgehend zerstückeln und trotzdem wachsen sie wieder zu neuen Pflanzen heran. Berthold und ich, wie vermutlich auch andere Forscher (s. a. Tobler), haben diese Fähigkeit unserer Gewächse für die Kultur derselben benutzt. Rhodomeleen, Ceramiaceen, Fucaceen, Caulerpen (Janse), Charen (Richter) lassen sich auf diese Weise vermehren. Im allgemeinen wird das basiskope Ende der „Stecklinge“ zum Wurzelpol, das akroskope zum Sproßpol. Umkehrversuche wurden schon oben erwähnt.

Algen, welche ausgeprägte Knoten bilden, lassen die neuen Sprosse oft als Seitentriebe aus den Knoten hervorgehen; das geschieht z. B. bei Ceramium direkt, bei den Charen unter Vermittelung von Vorkeimen. Die Internodien pflegen in diesen Fällen wenig oder gar nicht reaktionsfähig zu sein.

Die nach der Isolierung mit Membran umhüllten Plasmamassen der Siphoneen können zweifellos auch zu neuen Individuen auswachsen. Nicht klar ist dabei, wie sie sich bezüglich der Polarität verhalten, und ebenfalls ist nicht zu übersehen, ob auch einkernige Stücke wirklich ganze Pflanzen liefern können. Prowazek bezweifelt das.

Bekannt ist aber durch Tobler, daß die Rindenblasen der Codien nach der Isolierung erst die an der Basis entstandene Wunde schließen, dann an dieser rhizoidenähnliche Schläuche treiben und fernerhin grüne Fortsätze, welche bald Blasen bilden und nun ähnlich wie die Keimlinge (1, 398) zu normalen Codiumpflanzen heranwachsen.

Die Frage, ob auch an Algen Transplantationen und Pfropfungen möglich sind, hat Noll an Siphoneen geprüft. Er fand, daß Teile der gleichen Spezies leicht und glatt verwachsen, daß aber Pfropfhybriden nicht zu erzielen sind. Die Verwachsung von Teilen differenter Spezies erfolgt zwar mit einiger Mühe, aber es sind kaum Korrelationen zwischen den heterogenen Teilen wahrzunehmen. Das gibt sich u. a. darin zu erkennen, daß die aufgepfropften Teile selbständig Rhizoiden bilden und nach abwärts entsenden.

Nicht selten sind Verwachsungen von Thallusteilen bei der gleichen Spezies bzw. beim gleichen Individuum. Svedelius erwähnt solche besonders für Martensia fragilis u. a. Tobler schildert sie für Chylocladia u. a., Johanna Menz für Nitrophyllum, Rhodymenia und Hypnea. Es handelt sich meist um mehr oder weniger weitgehendes Auswachsen und Verzahnen von Oberflächenzellen. Ob diese Vorgänge mit den gesetzmäßigen Verwachsungen bei Netzalgen (Bodlea, Microdictyon, Martensia und zahlreiche andere) in Parallele gesetzt werden können, bleibt wohl zweifelhaft.

Unter Hinweis auf Goebel u. a. schließen wir dies Kapitel mit dem Hinweis, daß es nicht beabsichtigt war, hier alle Probleme der Organbildung, der Polarität, Regeneration usw. zu behandeln.

## 8. Seeknödel.

An dieser Stelle reihen wir die sogenannten „Seeknödel", Meerbälle, „pilae marinae" usw. ein.

Leblose Gebilde dieser Art können zunächst aus beliebigen abgestorbenen Resten von Wurzeln, Binsen, Blättern usw. gebildet werden. Sie entwickeln sich in Landseen und Meeresabschnitten, die mit sandigem Boden versehen und sehr flach sind. Wenn hier das Wasser ständig über den Grund rollt, geraten auch die treibenden oder am Boden liegenden Pflanzenteile in rotierende Bewegung und ballen sich zu Klumpen, die endlich Kugelform annehmen. Ob ein besonderes Bindemittel erforderlich ist, scheint mir zweifelhaft, die Unebenheiten des Materials dürften genügen, um das Ganze zusammenzuhalten.

Solche Bälle können dann auch aus toten oder sogar aus noch lebenden Algenfäden oder sonstigem Algenmaterial zusammengesetzt sein, z. B. aus Cladophora-Ästen, die dann völlig wirr und ordnungslos durcheinander liegen und wohl kaum wachsen.

Das sind aber noch keine echten Aegagropilen oder „Seeknödel", wie sie Lorenz im Jahre 1855, später Kjelman, Brand, Wesenberg-Lund, Acton u. a. beschrieben haben. Bei Aegagropila Sauteri, Aeg. Martensii Kütz. u. a. handelt es sich um kugelig gerundete Körper, in welchen zahllose Cladophora-Zweige in annähernd radiärer Stellung vom Zentrum ausstrahlen. Die erwähnten Zweige resp. Zweigsysteme stehen nicht mehr miteinander in organischem Zusammenhange, sie sind leicht ineinander verflochten und eventuell durch unregelmäßig wuchernde Rhizoiden verkettet; sie verlängern und verzweigen sich an der Spitze, sterben aber an der Basis ab und sind in ähnlicher Weise isoliert, wie die am Unterende faulenden Sprosse polsterförmig wachsender Moose. Alte, bis kopfgroße Bälle dieser Aegagropilen können infolge der Zersetzung im Innern sogar hohl werden. Man kann gerade die letzteren mit den in **1**, 350 beschriebenen Cladophora-Rasen vergleichen; würde man diese zusammenrollen, so käme man auch zu „Seeknödeln".

Nach Lorenz entstehen sie im Zeller See (Salzburg) aus Cladophora- resp. Aegagropila Sauteri-Büscheln, welche an Holz, Steinen usw. in 1—2 m Tiefe festgewachsen sind. Werden diese ganz oder teilweise durch Tierfraß, Wellen usw. losgerissen und an geeignete Orte geführt, so werden jene losen Schöpfe in festere Bälle umgewandelt. Passende Plätze dafür aber sind die obenerwähnten flachen Stellen der Seen mit mäßiger Bewegung, die ein leichtes Rollen ermöglichen.

Daß nur eine ganz bestimmte Bewegung die Kugeln erzeugt, geht nach Lorenz aus dem Umstande hervor, daß sie nur an gewissen Stellen der Seen gefunden werden, während an anderen aus der gleichen Aegagropila gebildete Walzen und an wieder anderen unregelmäßige Filze zur Beobachtung kommen.

Lorenz fand bei einer nach Jahrzehnten vorgenommenen Untersuchung des Zeller Sees die Knödel nicht mehr resp. nicht in der alten Menge. Er schiebt das auf Veränderungen des Seebodens resp. des Wasserstandes. Er betont dann noch, daß für die Entstehung einer Kugel eine Pflanze, ein Ast von Cladophora genüge, und Zederbauer gibt dasselbe für Cladophora cornea an, die bei Rovigno Knödel bildet. Ein Steinchen oder ein ähnliches

Substrat, das mit dem Algenbüschel losgerissen und fortgerollt wird, begünstigt die Kugelbildung ganz außerordentlich. BRAND bestreitet das freilich.

In dänischen Seen hat WESENBERG-LUND die Bildung der Ballen verfolgt, er stimmt in allen wesentlichen Punkten mit LORENZ überein, und nennenswerte Abweichungen sind auch nicht in den Arbeiten von KJELMAN und BRAND enthalten.

Nicht ganz einig darüber ist man, welches die letzten Gründe für die Entstehung der Kugelform seien. Die meisten der oben genannten Forscher glauben, daß es sich um rein mechanische Vorgänge handle. An den rollenden Zöpfen und jungen wie alten Kugeln werden alle Äste, welche über die Oberfläche vorragen, durch Verletzung zerstört — abgeschoren — und die stehen bleibenden Stumpfe werden zur Bildung von Seitenästen gereizt, die sich zwischen die alten Zweige einschieben. BRAND aber und vor ihm LAGERHEIM u. a. sind geneigt, die Zerstörung der herausragenden Fäden, Zweigenden usw. auf Rechnung des Lichtes zu setzen. Experimentell sicher erwiesen dürfte weder in der einen noch in der anderen Richtung etwas sein.

Natürlich ist die „Knödelbildung“ nicht auf die Cladophoren beschränkt, auch andere Algen können Meerbälle erzeugen. So rollen über den sandigen Strand der Adria, z. B. am Lido vor Venedig oder im Quarnero (SCHILLER) die Kugeln von Valonia utricularis var. aegagropila Ag., zusammengesetzt aus radiär gestellten Blasen; Ernodesmis (BÖRGESEN) kommt wohl in ähnlicher Weise zwischen den Korallenriffen Westindiens vor; und an den nordischen Küsten erscheinen ebenfalls auf flachem Sandstrand nach WITTROCK Ballen von Sphacelaria cirrhosa var. aegagropila. Solche fand auch REINKE in der Kieler Bucht, dazu bis kopfgroße Kugeln, zusammengesetzt aus Sprossen der Fastigiaria furcellata. Ihnen darf man wohl wiederum die kugeligen Körper des Ascophyllum Mackayi an die Seite stellen, die besonders von den irischen Küsten erwähnt werden, und noch manche in der Literatur zerstreute Angaben, die hier nicht gut besprochen werden können [PETERS].

In analoger Weise wie die Meerbälle scheinen mir auch manche Polster, welche Algen in bewegtem Wasser bilden, einer mechanischen Erklärung zugänglich zu sein. Ich erinnere zunächst an die Polster, welche manche Vaucherien in kräftig strömenden Flüssen und Bächen bilden. Es handelt sich bei denselben nicht um erbliche Formen, denn die Polster werden aufgelöst, wenn man die Algen in ruhigem Wasser in Kultur nimmt. Danach wird man sich vorstellen müssen, daß im rasch bewegten Wasser isolierte Fäden der fraglichen Algen geschädigt werden und daß nur diejenigen weiterkommen, welche im Verbande des Polsters durch ihre Nachbarn Schutz erfahren.

Auch andere Bachalgen können in solchen Formen auftreten und ebenso sieht man am felsigen Meeresstrande nicht selten Callithamnien, Sphacelarien usw., welche zu dichten Polstern zurecht gestutzt sind. Das kann eine mechanische Wirkung der Wellen sein, durchaus erklärbar aber sind solche Formen auch mit BERTHOLD durch die Annahme, daß wachsende Spitzen, welche über die dichten Zweigmassen isoliert hervorragen, durch das Licht geschädigt, verblassen und absterben. Vergegenwärtigen wir uns, was oben bezüglich der Codien gesagt wurde, daß nämlich die Rindenblasen bei unzureichendem Lichte nicht mehr zusammenschließen, so braucht man bei alledem nicht einmal an eine starke Schädigung, sondern nur an eine Hemmung der vorragenden Teile zu denken.

Alles in allem kann man die fraglichen Dinge mit Hecken und Kugelbäumchen vergleichen. Die Reizung aller lang auswachsenden Triebe veranlaßt immer neue Sproßbildung an deren Basis. Was die Schere des Gärtners im einen Fall besorgt, schafft bei den Algen das Licht oder die Brandung.

## Literatur.

ACTON, E., On the structure and origin of Cladophora Balls. New. Phytologist 1916. **15**, 1.
AGARDH, C. A., Dissertatio de Metamorphosi Algarum. Lund 1820.
—, Über die gegen meine Ansichten in der Physiologie der Algen gemachten Einwürfe. Nova acta Leopold 1829. **14**[2], 732.
ARCHIZOWSKI, W., Über die Zwergformen von Fucus vesiculosus. Acta. horti Petropol. 1905. **24**, 357.
ARTARI, AL., Untersuchungen über die Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892. Bull. soc. impér. des naturalistes de Moscou 1892.
BAKER, S. M., On the Brown Seaweeds of the Salt Marsh. Journ. Linn. soc. London 1912. 275.
BARY, A. DE, Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl. Leipzig 1887.
—, Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig 1884.
BEIJERINCK, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien usw. Bot. Ztg. 1890. **48**, 725.
BENECKE, W., Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898. **56**, 83.
—, Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Conjugatenfäden. Pringsh. Jahrb. 1898. **32**, 453.
BERTHOLD, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Das. 1882. **13**, 569.
BILLROTH, Coccobacteria septica. Berlin 1874.
BITTER, G., Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 255.
BORGE, O., Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894. Diss. Basel.
BOROVICOV, G. A., La polarité renversée chez le Cladophora glomerata. Bull. Jard. imp. bot. Pierre le Grand. 1914. **14**, 475.
BÖRGESEN, F., The marine algae of the danish Westindies 1. Chlorophyceae. Kopenhagen 1913 ff. Dansk bot. Arkiv 1913 u. 1914.
—, An ecological and systematic account on the Caulerpas of Danish Westindies. Kgl. dansk. Vidensk. Selskabs Skrifter 1907. 7 r. naturw. og math. **4**, 5.
BORZÌ, A., Studi algologici. 1. 1883. 2. 1895.
— Stadii anamorfici di alcune alghe verdi. Nuovo giorn. bot. ital. 1890. **22**.
BRAND, F., Die Cladophora-Aegagropilen des Süßwassers. Hedwigia 1902. **41**, 341.
—, Über Cladophora crispata u. die Sektion Aegagropila. Hedwigia. **45**, 241—259.
CHAMBERS, R., Microdissection studies I. The visible structure of the cell protoplasm and death changes. Amer. Journ. Physiol 1917. **34**, 1.
CHILD, C. M., Experimental alteration of the axial gradient in the Alga Griffitsia Bornetiana. Biol. Bull. 1917. **32**, 213.
CHODAT, R., Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. de l'Herb. Boiss 1894. **2**, 585, 1895, **3**, 109, 308. 1896, **4**, 273.
—, On the polymorphism of the green algae etc. Ann. of. Bot. 1897. **11**, 97. Algues vertes de la Suisse. Bern 1902.
—, Etude critique et expérimentale sur le Polymorphisme des Algues. Genève 1909.
—, Monographies d'Algues en culture pure. Beitr. z. Krpytogamenflora d. Schweiz. **4**. Bern 1913.
—, et GRINTZESCO, Sur les méthodes de culture pure des algues vertes. Congrès internat. de Bot. à l'exposition universelle de 1900.
—, et MALINESCO, O., Sur le polymorphisme du Scenedesmus acutus Meyen. Bull. de l'Herb. Boiss. 1893. **1**, 184.
—, —, Sur le polymorphisme du Raphidium Braunii et du Scenedesmus acutus. Das. 1893. **1**, 640.
COTTON, A. D., Marine Algae. Clare Island survey 15. Proceed. royal. Irish Acad. 1912. **31**.
DENYS, G., Anatomische Untersuchungen an Polyides rotundus Gmel. und Furcellaria fastigiata Lam. Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. 3. Beiheft. 1909 (1910). **27**, 1—30.
FIGDOR, W., Über Restitutionserscheinungen bei Dasycladus clavaeformis. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. **28**, 224.
FOSLIE, M., Die Laminarien Norwegens. Christiania Vidensk.-selsk. Forhandl. 1884. Nr. 14.
FRESENIUS, G., Zur Kontroverse über die Verwandlung von Infusorien in Algen. Frankfurt 1847.
GIESENHAGEN, K., Untersuch. über die Characeen. 1. Marburg 1902.
GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen. 2 Aufl. Jena 1914 ff.
—, Referat über Winkler. Flora 1900. **87**, 308.

GOEBEL, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905. **95**, 384.
GRINTZESCO, J., Recherches experimentelles sur la morphologie et la physiologie du Scenedesmus acutus Meyen. Lab. de bot. Genève. sér. 6. fasc. 1. Bull. Herb. Boiss. 1902. sér. 2. **1**, 217.
—, Chlorella vulgaris Beijer. Revue gén. de bot. 1903. **15**, 1.
HABERLANDT, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
HANSGIRG, Physiologische und algologische Studien. Prag 1887.
—, Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
—, Schlußwort zu meiner Arbeit „Über den Polymorphismus der Algen". Englers bot. Jahrb. 1903. **32**, 1. Beibl. 72.
HANSTEIN, J. VON, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Hansteins bot. Abhandlungen 1880. **4**.
HEDLUND, A., Om Polymorphismen hos aerobiotiska Chlorophycéer. Vetensk. Akad. Förhandl. Öfversigt. 1899. Nr. 5. 534. S. a. Botaniska Studier tillägnade Fr. R. Kjellman 1906.
HURD, ANNIE MAy., Effect of Unilateral Monochromatic Light and Group Orientation on the Polarity of Germinating Fucus Spores. Bot. Gazette 1920. **70**, 25.
JANSE, J. M., Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21**, 207.
—, Investigation on polarity and organ-formation with Caulerpa prolifera. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1904. S. 420.
—, Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1906. **42**, 394.
—, Über Organveränderung bei Caulerpa prolifera. Ebenda 1910. **48**, 73.
JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1919.
JÓNSSON, HELGI. The marine algal vegetation of Iceland. The Botan. of Iceland. Pt. 1. Kopenhagen 1912.
KARSTEN, G., Die Formänderungen von Sceletonema costatum (Grév.) Green und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wiss. Meeresunters. 1898. N. F. **3**. Abt. Kiel.
KILLIAN, K., Beitrag zur Kenntnis der Laminarien. Zeitschr. f. Botanik 1911. **3**. 433. Diss. Freiburg 1911.
KJELLMAN, F. R., Über die Algenvegetation des Murmanischen Meeres usw. Nova act. reg. soc. scient. Upsal. Jubelband 1877.
—, Zur Organographie und Systematik der Aegagropilen. Das. 1898. ser. 3.
KLEBS, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen 1888. **2**, 489.
—, Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
KLEMM, P., Über Caulerpa prolifera. Flora 1893. **77**, 460.
— Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphoneen. Das. 1894. **78**, 19.
KNY, L., Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände usw. Pringsh. Jahrb. 1901. **37**, 55.
—, Das Wachstum des Thallus von Coleochaete scutata in seinen Beziehungen zur Schwerkraft und zum Licht. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2**, 93.
KÜSTER, E., Zur Anatomie und Biologie der adriatischen Codiaceen. Flora 1898. **85**, 185.
—, Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen bei Meeresalgen. Das. 1899. **86**, 143.
—, Über Derbesia und Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 77.
—, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
KÜTZING, F. T., Die Umwandlung der niederen Algenformen in höhere usw. Natuurk. Verh. van de holl. Maatschapp. de Wetensch. te Haarlem 1841. 2 verz. **1**.
— Über die Verwandlung der Infusorien in niedere Algenformen. Nordhausen 1844.
LAGERHEIM, G., Über Aegagropilen. La nuova Notarisia 1892.
LIVINGston, B. E., On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Bot. gaz. 1900. **30**, 289.
—, Further notes on the physiology of polymorphism in green Algae. (Contr. Hull. bot. Lab. 32.) Das. 1901. **32**, 292.
—, Notes on the Physiology of Stigeoclonium. Bot. Gaz. 1905. **39**, 297.
—, Physiol. properties of Bag water. Bot. Gaz. 1905. **39**, 348.
LORENZ, Stratonomie der Aegagropila Sauteri. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. 1885. p. 147.
—, Ergänzungen zur Bildungsgeschichte der sog. Seeknödel (Aegagr. Sauteri). Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. 1901. **51**, 363.
MASSART, J., La Cicatrisation chez les végétaux. Mém. publiéés par l'Acad. roy. de Belgique 1898.
MEYEN, Beobachtungen über niedere Algenformen. Nova Acta Leopold.-Carol. 1829. **14**$^2$, 769.

Menz, J., Über sekundäre Befestigung einiger Rotalgen. Österr. bot. Zeitschr. 1910. **60**, 103.

Michels, Henri, Rech. sur la Caulerpa prolifera. Bull. acad. roy. de Belgique 1911. S. 110.

Miehe, Hugo, Wachstum, Regeneration u. Polarität isolierter Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 257.

Mc Millan, Cumaphytism in Alaria. Bot. Gaz. 1904. **37**, 147.

Nichols, S. P., Methods of healing in some algal cells. Amer. Journ. of Bot. 1922. **9**, 1.

Nienburg, W., Die Keimungsrichtung von Fucuseiern und die Theorie der Lichtperzeption. Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 38.

—, Polarisation der Fucuseier durch das Licht. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 1922. N. F. **15**.

Noll, F., Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. des bot. Inst. Würzburg 1888. **3**, 466.

—, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. d. Senckenbg. Naturf. Ges. 1890. **15**, 150.

—, Über die Umkehrungsversuche mit Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18**, 444.

—, Pfropf- und Verwachsungsversuche mit Siphoneen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. in Bonn 1897. 125.

Okamura, K., On the regeneration of Gelidium. Bot. Mag. Tokyo 1911. **25**, 373. Japanisch.

Oltmanns, Fr., Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botanica 1889. **14**.

—, Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23**.

Ono, N., Über die Wachstumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize. Journ. coll. sc. imp. Univ. Tokyo 1900. **3**, H. 1.

Peter, A., Über die Pleomorphie einiger Süßwasseralgen aus der Umgebung von München. Bot. Ver. München 1887. Botan. Zentralbl. 1888. **33**, 188.

Peters, R., A preliminary study of the causes, that produce baldheaded kelp. Sc. Bull. Kansas Univers. 1914. **9**, 3.

Petersen, Joh. Boye, Studie over danske aërofile Alger. Kgl. danske Vidensk. Selsk. Skrifter 7. Raekke naturw. och math. Afd. **12**, 7.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl.

—, Über die Aufnahme und Ausgabe ungelöster Stoffe. Abh. d. kgl. sächs. Akad. d. Wiss. 1890. **16**.

—, Über den Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Ber. d. math.-phys. Kl. d. sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig 1896. 505.

Prowazek, S., Zur Regeneration der Algen. Biol. Zentralbl. 1907. **27**, 737.

—, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl. 1901. **21**, 87.

—, Transplantations- und Protoplasmastudien an Bryopsis plumosa. Das. **21**, 383.

Raciborski, M., Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora 1896. **82**, 107.

Reinke, J., Algenflora der westl. Ostsee. Berlin 1899. S. a. Ber. d. Comm. z. Erf. deutscher Meere.

—, Gäste der Ostseeflora. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**.

—, Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1892.

Richter, J., Über Reaktionen der Charen auf äußere Einflüsse. Flora 1894. **78**, 399.

Rosenvinge, K., Untersögelser öfver ydre faktorers Inflydelse paa Organdannelsen hos planterne. Diss. Kopenhagen 1888.

—, Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. Revue générale de bot. 1889. **1**.

Sauvageau, C., Sur quelques Myrionémacées. Ann. des sc. nat. Bot. 1898. 8 sér. **5**.

—, Sur deux Fucus vivant sur le sable. Comptes rendus des séances de la Soc. de Biol. 1907. S. 699.

—, Sur un Fucus qui vit sur la vase. Ebenda.

—, Sur deux Fucus récoltés à Arcachon. (F. platycarpus et F. lutarius.) Soc. scientifique d'Arcachon. Station biologique 1908. **11**.

—, Remarques sur les Sphacélariacées. Bordeaux 1900—1914.

Schiller, J., Über Algentransport u. Migrationsformationen im Meere. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie 1909. **2**, 62.

Schmitz, Fr., Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879. S. 273.

Seifriz, W., Observations on the structure of protoplasm by aid of microdissection. Biol. Bull. 1918. **34**, 307.

Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Diss. Basel 1899. Auch: Bot. Ztg. 1899. **47**, 40.

Setchell, W. A., Regeneration among Kelps. Univers. of. California publ. 1905. **2**, 139.
Skottsberg, C., Zur Kenntnis der subantarktischen und arktischen Meeresalgen. Wiss. Ergebnisse d. schwed. Südpolarexpedition 1902—1903, 1907. **4**.
Stahl, E., Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetumsporen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. **3**, 334.
Stomps, Théo. J., Etudes topographiques sur la variabilité des Fucus vesiculosus L. platycarpus Thuret et ceranoides L. Recueil de l'Institut botanique Léo Errera 1911. **8**.
Svedelius. Nils., Reports of the marine Algae of Ceylon I. Ecological and systematic studies of the Ceylon species of Caulerpa. Ceylon marine biol. Report 1906.
—, Studier öfver Ostersjöns Hafsalgflora. Akademisk. Afhandl. Upsala 1901.
Tittmann, H., Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms usw. Pringsh. Jahrb. 1897. **30**, 130.
Tobler, F., Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20**, 357.
—, Über Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 291.
—, Über Polymorphismus von Meeresalgen. Sitzungsber. kgl. preuß. Akad. Wiss. 1903. S. 372.
—, Über Regeneration und Polarität, sowie verwandte Wachstumsvorgänge bei Polysiphonia und anderen Algen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. **42**, 461.
—, Zur Morphologie u. Entwicklung von Verwachsungen im Algenthallus. Flora 1907. **97**, 299.
—, Über Regeneration bei Myrionema (m. 6 Textfig.). Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26**a, 476.
—, Zur Organisation des Thallus von Codium tomentosum. Flora 1911. N. F. **3**, 78.
—, Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. **39**, 527.
Townsend, Ch. O., Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Pringsh. Jahrb. 1897. **30**, 484.
Wakker, J., Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von Caulerpa prolifera. Kon. Acad. Wetensch. Amsterdam. 3. Reeks. 2. Deel. 1886.
Wesenberg-Lund, C., Sur les Aegagropila Sauteri du lac de Sorö. Bull. de l'acad roy. des sc. de Danmark 1903.
Winkler, H., Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose. Pringsh. Jahrb. 1900. **35**, 449.
—, Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von Cystosira barbata. Ber. d. d. Bot. Ges. 1900. **18**, 297.
—, Über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Kl. 1900.
—, Über Merogonie und Befruchtung. Das. 1901. **36**, 753.
Wittrock, V. B., Über Sphacelaria cirrhosa Ag., $\beta$ aegagropila Ag. Bot. Ges. zu Stockholm 1884. Botan. Zentralbl. **18**, 283.
Wulff, E., Über Heteromorphose bei Dasycladus clavaeformis. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. **28**, 264.
Zederbauer, E., „Seeknödel"-ähnliche Ballenbildung durch Cladophora cornea Ktz. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien 1902. **52**, 155.

# II. Fortpflanzung.

## 1. Schwärmer.

### Feinerer Bau derselben.

Unter dem gewählten Namen behandeln wir hier alle beweglichen Fortpflanzungsorgane, mögen sie Zoosporen oder Gameten sein, und wir schließen auch die beweglichen Zellen der Flagellaten aller Verwandtschaftskreise nicht aus, denn diese sind doch nur die Vorläufer von Zoosporen und Gameten in den eigentlichen Algenreihen.

Schon bei Besprechung der einzelnen Familien im 1. und 2. Bande fanden wir auf Grund der dort verzeichneten Literatur hinreichend Gelegenheit, vielfach Einzelheiten zu behandeln. Aus diesen fassen wir etwa folgendes noch einmal zusammen. Die Grundform aller beweglichen Zellen im Reich der Algen ist die Birnform; sie kehrt bei verschiedenfarbigen Flagellaten, bei den Grün- und Braunalgen wieder. Das spitze Vorderende ist farblos, das breite Hinterende trägt den oder die Chromatophoren. Bei den Chrysomonaden haben wir meistens eine oder zwei der Längsachse annähernd parallel gestellte farbige Platten, bei den Heteroconten ist es ähnlich; bei den Chlorophyceen liegt eine grüne Platte oft napfartig gebogen am Hinterende oder es zeigt sich zumal bei den niedersten Gliedern der Reihe das bekannte Becherchromatophor (Fig. 639, *3*). Zumal bei diesem gilt als Regel, daß ein Pyrenoid die Mitte einnimmt, doch wird die Zahl der letzteren nicht selten vermehrt (Fig. 639, *5*) und dann verteilen sie sich natürlich ungefähr gleichmäßig über den Farbkörper. Hand in Hand damit kann eine netzige Durchbrechung des Chromatophors gehen. Umgekehrt kann das Pyrenoid fehlen, zumal bei den sehr kleinen Schwärmern, wie sie z. B. in den männlichen Gameten der Codien, Bryopsiden, Volvox u. a. gegeben sind. Die Braunalgen haben meist eine einfache ledergelbe Platte am dickeren Ende ihrer Schwärmer. Überall aber kann die Zahl der Farbstoffträger vermehrt werden, z. B. haben Halicystis unter den grünen, Laminaria, Cutleria, manche Ectocarpeen usw. unter den braunen Algen ziemlich viele kleine Plattenchromatophoren, die sich dann im Hinterende zusammendrängen — in der Regel mit der Fläche nach außen gekehrt (Fig. 639, *8*).

Wo ein Chromatophor gegeben ist, liegt der Augenfleck (Stigma) in der Regel als roter oder braunroter kurzer Streifen nahe am Vorderrand desselben. Sind mehrere Farbkörper vorhanden, so ist einer von ihnen durch das Äuglein ausgezeichnet, und zwar in der Regel einer der am weitesten nach vorn vorgeschobenen (Fig. 639, *8*). Doch kann der Augenfleck auch unabhängig von den Chloroplasten am Vorderende des Körpers dem Plasma eingelagert sein; das ist der Fall bei Euglena u. a. Bei den Heteroconten sind Stigmata jedenfalls selten, in anderen Gruppen tauchen immer wieder Meldungen über das Fehlen jenes Organs bei einzelnen Arten oder bei bestimmten Schwärmersorten auf, z. B. bei den Chaetophoren. Es ist kaum anzunehmen, daß es sich dabei immer um ein Übersehen handle.

Rothert sucht zu beweisen, daß der Augenfleck ein metamorphes Chromatophor sei. Mir scheint aber ein sicherer Beweis dafür bei den Grünalgen nicht erbracht. Wäre Rotherts Auffassung richtig, so müßte das Stigma bei jeder Zellteilung mit geteilt werden. Das trifft wohl für Euglena (1, 46), vielleicht auch noch für andere Flagellaten zu. Die Regel aber scheint doch die Neubildung zu sein. In den Mutterzellen zahlreicher Zoosporen und Gameten (z. B. Ulothrix, Cladophora, Ectocarpeen) ist überhaupt kein Augenfleck sichtbar; bei den Chlamydomonaden wird derselbe für die jungen Schwärmer nicht verwertet, höchstens wird einem derselben der alte Augenfleck überwiesen, bei den Volvocinen teilt sich das Stigma der Parthenogonidien nicht, es geht auf eine Zelle der Tochterkolonie über (1, 231; s. a. Merton, Conrad u. a.). Nun wäre nicht ausgeschlossen, daß von den Chromatophoren ein Stück abgegliedert oder umgewandelt würde, um den Augenfleck zu bilden, aber genau gesehen wurde das bislang nicht.

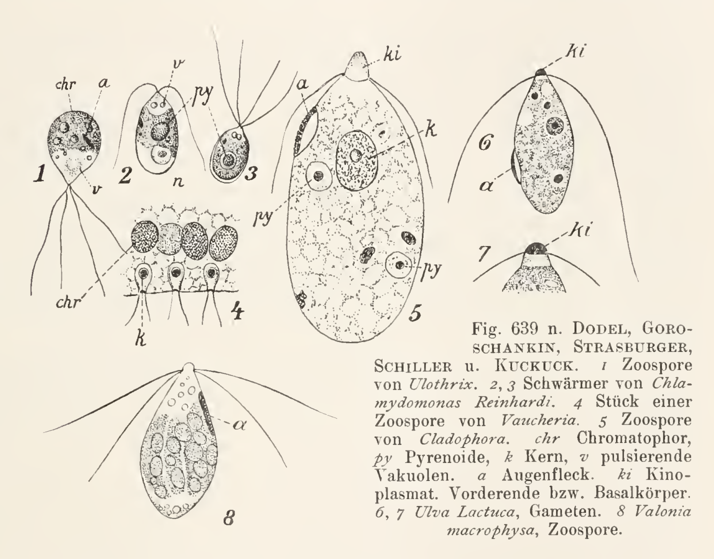



Fig. 639 n. Dodel, Goroschankin, Strasburger, Schiller u. Kuckuck. *1* Zoospore von *Ulothrix*. *2, 3* Schwärmer von *Chlamydomonas Reinhardi*. *4* Stück einer Zoospore von *Vaucheria*. *5* Zoospore von *Cladophora*. *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoide, *k* Kern, *v* pulsierende Vakuolen. *a* Augenfleck. *ki* Kinoplasmat. Vorderende bzw. Basalkörper. *6, 7 Ulva Lactuca*, Gameten. *8 Valonia macrophysa*, Zoospore.

Für viele Phaeophyceen trifft Rotherts Auffassung allerdings zu, denn alle Forscher, welche die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Fucaceen z. B. verfolgten, lassen das gesamte Chromatophor in der Bildung des Augenfleckes aufgehen.

Das Stigma ragt oft ziemlich weit über die Oberfläche des ganzen Schwärmers hervor und nach Strasburger würde es sich — im Gegensatz zu Rothert — um eine Verdickung der plasmatischen Hautschicht handeln, was freilich auch nicht erwiesen ist.

Der Pigmentkörper (Pigmentosa nach Francé), welcher den Augenfleck charakterisiert, ist nicht immer streifen- oder stäbchenförmig, er nimmt wie es scheint, gelegentlich Uhrglasform usw. an. Wollenweber gibt sogar für Haematococcus die Form eines scheinbar sphärischen Dreieckes an. Offenbar sind die Dinge bunter als bislang angegeben wurde. Francé, dann Rothert, Wollenweber, Conrad u. a. haben betont, daß die Pigmentosa

aus farbloser plasmatischer Grundsubstanz aufgebaut sei, in deren Lücken und Hohlräume Öltropfen eingelagert sind. Diese färben sich mit Osmiumsäure schwarz. Im Öl gelöst wäre das Karotin u. a., welches mit Schwefelsäure die übliche Blaufärbung gibt, mit Jod schmutzig grüne Töne zeigt. Damit sind alle Kennzeichen des Haematochroms gegeben.

Unterhalb der farbigen Masse fand STRASBURGER bei Cladophora einen linsenförmigen, mit homogener Masse gefüllten Raum, der sich kaum färben läßt. SCHILLER gibt das gleiche für Ulva an (Fig. 639, *5*, *6*) und nach manchen Zeichnungen und zerstreuten Angaben möchte ich wohl schließen, daß dies Gebilde ziemlich verbreitet ist. Allein WOLLENWEBER fand es bei Haematococcus nicht. FRANCÉ wieder findet bei Euglena besondere Körper (Paramylon) in Verbindung mit der Pigmentosa, gibt auch für Volvocinen die Anlagerung von Stärke an jene Farbschicht an. CONRAD bestreitet das aber und so bleibt die Frage offen, wenn auch kaum zu verkennen ist, daß irgendwelche Strukturen vorliegen.

Würden überall lichtbrechende Körper unter der Pigmentosa nachgewiesen, so würde damit die Wahrscheinlichkeit steigen, daß das Stigma wirklich als Augenfleck, d. h. als lichtperzipierendes Organ, fungiere. Die Frage ist viel besprochen worden (R. FRANCÉ). Scharf bewiesen ist, das muß gesagt werden, nicht viel. Wahrscheinlichkeitsbeweise sind folgende: ENGELMANN wies nach, daß bei Euglena das Vorderende den Lichtreiz perzipiert, daß es der Augenfleck selber sei, steht nicht fest. Alle Kolonie- bzw. Staatenbildenden Volvocinen haben (**1**, 228) am Vorderende sehr große, am Hinterende ganz unscheinbare Augenflecke. Ich wies nach, daß bei Volvox selber das Vorderende der sogenannten Kugeln den Lichtreiz aufnimmt. Das spricht für die genannte Funktion des Stigma, ist aber auch kein voller Beweis, um so weniger, als es Chlamydomonas-Arten gibt, welche (**1**, 208) des Stigmas entbehren. Daß sie nicht lichtempfindlich seien, wurde bislang nicht festgestellt.

Der Zellkern, welcher häufig einen großen Nukleolus oder einen nukleolusartigen zentralen Körper erkennen läßt, liegt meistens an der Übergangsstelle des Mundendes in den farbigen Teil, doch kommen andere Stellungen auch vor, z. B. gibt GOROSCHANKIN eine veränderte Lage des Kernes für gewisse Chlamydomonaden an.

Vor dem Kern, gegen die Spitze hin, liegen dann in der Regel zwei Vakuolen (*v*) (Fig. 639), welche abwechselnd pulsieren, und zwar erfolgt das, wie STRASBURGER angibt, in Abständen von 10—15 Sekunden. Andere Vakuolen treten nicht auffallend hervor, trotzdem sind in gewissen Fällen bald größere, bald kleinere unbewegliche Safträume sichtbar.

Bei gewissen Chrysomonaden, bei Cryptomonaden, wie auch bei den Dinoflagellaten erfahren die Vakuolen eine Weiterentwicklung zu komplizierteren Systemen, die in Band 1 beschrieben sind.

Das Vorderende der beweglichen Zellen pflegt als Mundstück bezeichnet zu werden. Dieses ist farblos, besteht aber wie die übrigen Teile des Schwärmers aus Zytoplasma, welches die übliche lockere bzw. körnige Beschaffenheit besitzt. Nur ganz vorne an der Spitze finden sich besondere Strukturen, die zu der Anheftung der Geißeln in engster Beziehung stehen. STRASBURGER beschrieb an den Zoosporen von Cladophora eine auffallend scharf abgegrenzte Warze (Fig. 639, *5*). Sie ist nicht bloß durch Unterschiede in der Färbbarkeit, sondern auch dadurch ausgezeichnet, daß sie sich in Salzsäure kaum verändert. Dieses Kinoplasma, wie STRASBURGER es nennt, steht schon dadurch im scharfen Gegensatz zum Trophoplasma der Zellen.

Die Bewegungsorgane der Zoosporen von Cladophora sitzen, zu viert kreuzweise gestellt, dort, wo das Kinoplasma in das Mundstück des Schwärmers übergeht. Sie tragen an der Basis Knötchen, das sind die Gebilde, die von Zoologen als Basalkörper, von den Botanikern meistens als Blepharoplasten bezeichnet werden. Ähnlich verhalten sich die Geißeln an den Gameten der gleichen Gattung, sowie an denen von Bryopsis, obwohl bei letzterer nur ein Cilienpaar ausgebildet ist.

Zweifellos liegen die Dinge bei nicht wenigen Algen und Flagellaten ähnlich. Schon vor längerer Zeit hat DANGEARD beschrieben, wie in die Hautwarzen bei den Zellen von Chlamydomonas helles Protoplasma von innen her eintritt und wie die Geißeln, welche die Hautwarzen durchsetzen, an ihrer Basis mit stark färbbaren Knöpfen versehen sind. DOFLEIN schildert für Polytomella Warzen, ähnlich wie bei Cladophora, und zeichnet an deren Basis einen ziemlich großen Basalkörper, welcher dann natürlich die Geißeln trägt.

Auch bei Oedogonium entspringen die Geißeln der Schwärmer an der Basis der breiten hellen Plasmakuppe, welche für diese Gattung so charakteristisch ist. Der Unterschied besteht nur darin, daß statt der 2—4 100—200 Geißeln herausgestreckt werden. Blepharoplasten wurden hier bislang nicht gefunden, dagegen hat sie DAVIS für Derbesia nachgewiesen. Das Kinoplasma präsentiert sich hier fast in derselben Weise wie bei Oedogonium; dort wo es an das Trophoplasma grenzt, liegen zwei leicht färbbare Ringe, die gleich groß und miteinander verkittet sind. Der untere, d. h. der dem Vorderende abgekehrte Ring, trägt ringsum zahlreiche Geißeln (Fig. 643).

Die Zoosporen von Vaucheria haben nach STRASBURGER vor jedem Kern ein kleines Polster von Kinoplasma, das ein wenig nach innen gekrümmt ist und jeweils ein Paar von Geißeln entsendet, an welchen allerdings Blepharoplasten noch nicht wahrgenommen wurden (Fig. 639, *4*).

In anderen Fällen liegen die Dinge freilich ein wenig anders. SCHILLER beschreibt für die Schwärmer von Ulva dieselbe Papille, welche STRASBURGER für Cladophora angab. Sie besteht aber aus zwei Teilen, einer hellen Unterlage und einer leicht färbbaren Kappe (Fig. 639, *7*). An dieser sitzen die Geißeln und man darf wohl annehmen, daß es sich hier um einen etwas verbreiterten Basalkörper handelt. Solche kommen dann offenbar häufig vor, ohne daß sie, wie bei Ulva, durch eine Stütze empor gehoben würden. HAMBURGER z. B. sagt, bei Dunaliella seien die Geißeln durch eine Plasmawarze voneinander getrennt. DOFLEIN schildert für Ochromonas ein Basalkorn, das der Plasmahaut eingelagert ist und nicht über diese vortritt. Chlorogonium (HARTMANN) ist offenbar ähnlich. Die Cryptomonaden und Euglenen dürften auch nicht wesentlich abweichen.

Ob in all den letztgenannten Fällen große Mengen von Kinoplasma neben den Blepharoplasten gegeben sind, übersehe ich nicht ganz.

Die Schwärmer der braunen Algen sind wenig untersucht. Wie es sich mit dem Kinoplasma verhält, ist mir nicht ganz klar. Gewöhnlich wird angegeben, daß die Geißeln am Augenfleck entspringen, das ist aber bei Zanardinia sicher nicht der Fall. YAMANOUCHI fand (Fig. 640) die beiden Geißeln auf einem Basalkorn, das zwar in der Nähe des Augenfleckes liegt, aber von ihm durchaus unabhängig ist. Die Geißeln stehen um ein Geringes nach vorne gegen den Augenfleck verschoben. Das Gesagte gilt sowohl für die Zoosporen, wie auch für die weiblichen Gameten. Bei typischen Flagellaten gehen vom Basalkorn Fäden in das Zellinnere aus, welche, nach bestimmtem Färbungsverfahren darstellbar, wohl aus glasheller Plasmamasse (Kinoplasma?) bestehen. Sie verbinden Basalkorn und Kern (Zygoplast) oder

senken sich vom ersteren aus in das Plasma hinab (Rhizoplasten, Rhizofibrillen).

Wir erwähnen bezüglich der uns hier interessierenden Organismen das Folgende: DOFLEIN bildet sowohl für Ochromonas als auch für Chromulina und Polytomella zwei solcher Stränge ab, welche vom Basalkorn ausgehen und den Kern seitlich berühren, etwa so, wie es Fig. 641, *1* wiedergibt.

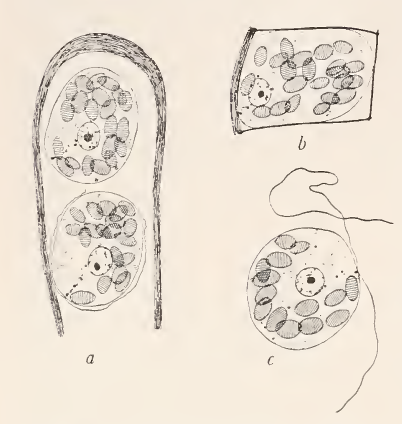



Fig. 640. *Zanardinia* - Zoosporen n. YAMANOUCHI. *a* Oberer Teil eines Zoosporangiums, *b* Teil eines weibl. Gametangiums, *c* Weibl. Gamet kurz nach dem Austritt.

Bei Dunaliella (HAMBURGER) verläuft ein feiner Faden bis zum Kern, bei Chlorogonium läßt HARTMANN einen solchen von der Geißelbasis bis zum Chromatophorenende sich erstrecken. Bei Euglena erscheint die Geißelbasis gespalten und entsendet zwei Verbindungsfäden bis hinter den Kern. Bei Cryptomonaden und Peridineen stellen ebenfalls Fäden die Verbindung zwischen beiden Organen her usf.

Vielfach wird dann noch erwähnt, daß ein kegelförmiger Körper an der Spitze der beweglichen Zellen zwischen Kern und Geißelbasis liege (PROWAZEK, HAMBURGER). Diese Bildung dürfte verbreitet sein, denn PLENGE und JAHN wiesen sie auch für Myxomyceten nach. ENTZ sah bei Polytoma uvella in gewissen Fällen auch einen Fibrillenkegel, welcher Kern und Basalkorn verbindet, in anderen Fällen wies er einen schon von DANGEARD erwähnten dicken Plasmastrang nach, der das gleiche leistete, und gelegentlich traten noch Zwischenstufen zwischen beiden Erscheinungen auf. Das legt die Frage nahe, wie diese Dinge zu beurteilen seien, bzw. ob die Kegel von den Zygo- und Rhizoplasten von Grund auf verschieden seien. Die Frage ist an den Algen und Phytoflagellaten allein nicht zu unterscheiden. Sie bedarf auch wohl der Zusammenarbeit von Zoologen und Botanikern. Letztere freilich scheinen die technischen Vorschriften noch nicht immer mit Erfolg

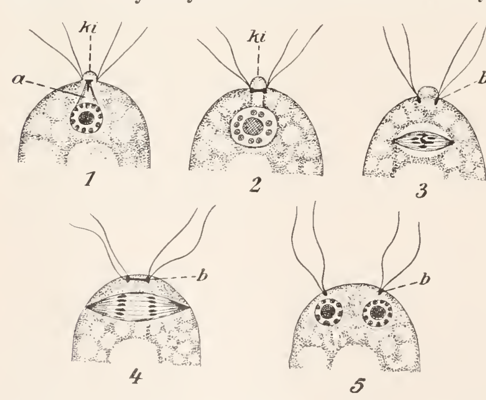



Fig. 641. *Polytomella agilis* n. DOFLEIN. Spitze der Zellen. Diese in Teilung. *ki* Kinoplasmaspitze, *b* Basalkorn, *a* Verbindungsfäden.

gehandhabt zu haben, denn bisher gelang es nur YAMANOUCHI zu zeigen, daß bei Zanardinia (Fig. 640) ebenfalls eine charakteristische Verbindung zwischen Blepharoplast und Kern hergestellt werde. TIMBERLAKE beschreibt wohl eine ähnliche Verbindung in den Zoosporen von Hydrodictyon. Das sind bislang die einzigen Fälle. Aber wenn die fraglichen Bildungen in den Flagellaten so fern stehenden Gruppen gefunden werden, darf man wohl erwarten, daß sie sich auch bei den Zwischengliedern einstellen.

Die Basalkörner spielen naturgemäß bei der Vermehrung eine Rolle. Wenn die Zelle sich zu teilen beginnt, streckt sich das Basalkorn in die Länge, wird etwa so eingeschnürt, wie das Fig. 641 für Polytomella angibt, und schließlich entstehen durch Zerschnürung zwei neue Körner. Die Hälfte der Geißeln folgt jeder Kornhälfte, und dann beginnt die Ergänzung der ersteren. Bei Chromulina bekommt die eine Hälfte des Blepharoplast die alte Geißel, die andere bildet eine neue. Bei Ochromonas folgt die kleine Geißel dem einen, die große dem anderen Basalkorn und es werden jeweils die fehlenden Längen ersetzt. Ähnlich geht es bei anderen Gattungen.

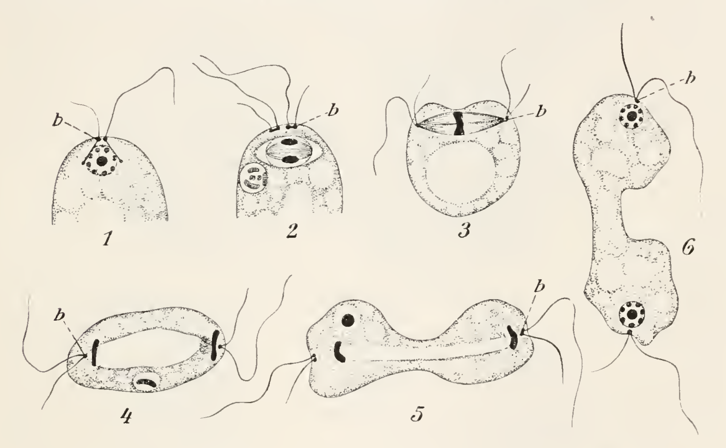



Fig. 642. *Ochromonas granularis* in Teilung n. DOFLEIN. *b* Basalkorn.

Die Basalkörner weisen in vielen Fällen bei Teilung und Entstehung keinerlei Beziehungen zum Kern auf, z. B. ist bei Polytomella (Fig. 641) ganz klar, daß Kernteilung und Blepharoplast nichts miteinander zu tun haben. Das ist allerdings anders bei Ochromonas, hier setzen sich nach DOFLEIN die Basalkörner mit ihren Geißeln an die Pole der Kernspindel, welche sich zu diesem Zweck dem Vorderende genähert hat (Fig. 642, *3*). Später freilich, wenn die Tochterkerne sich konstituieren, lösen sich die Basalkörner von den Kernen los und erscheinen wieder selbständig (Fig. 642, *5*). Dann werden auch die Verbindungsfäden zwischen Kern und Blepharoplast wieder sichtbar, die zeitweilig der Beobachtung entschwunden waren. DOFLEIN weist darauf hin, daß die Basalkörper keine aktive Rolle bei der Spindelbildung spielen. Darüber sind nun freilich die Meinungen geteilt, denn, wie ich der Arbeit von BRÜEL entnehme, übernimmt in sehr vielen Fällen das Basalkorn die Rolle des Centrosoma. Aus diesen wie aus anderen Gründen haben namentlich HARTMANN und PROWAZEK ganz allgemein die Auffassung

vertreten, die auch von seinen Schülern, z. B. von ENTZ, verfochten wird, (s. a. ALEXEJEFF), daß Blepharoplast (Basalkorn) und Centrosoma (Centriol) stets genetisch zusammenhängen. Er begegnet sich darin mit anderen Forschern, die zumal für Moose, Farne u. a. den gleichen Zusammenhang nachweisen möchten. Davon später.

Ich bin kaum in der Lage, alles hier nachzuprüfen und sachverständig zu erörtern; ich bemerke nur, daß die Dinge bei den eigentlichen Algen noch nicht genügend geklärt sind. Überall wo bei den Volvocales die alten Geißeln ungenutzt für die Nachkommen liegen bleiben, gehen auch die Blepharoplasten unter (z. B. bei Chlorogonium nach HARTMANN) und bei den Zoosporen- und Gameten-bildenden Fadenalgen sah man in den Zellen vor Beginn der Teilungen nichts, was auf die Anwesenheit hindeuten könnte. So bleiben nur

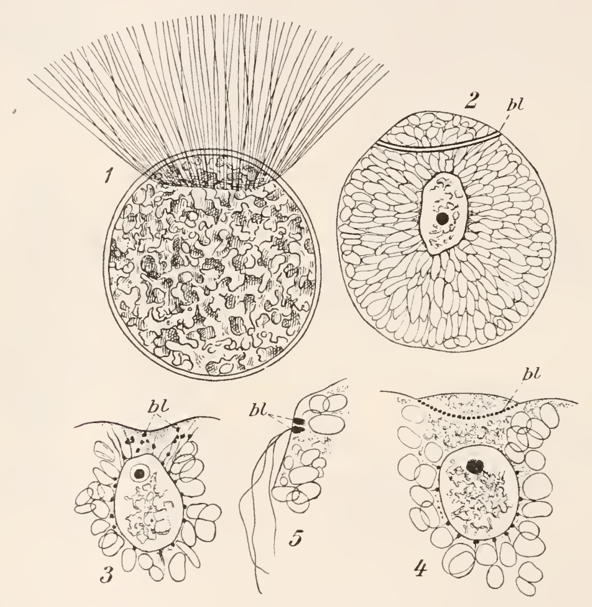



Fig. 643. Schwärmer von *Derbesia* n. DAVIS. *1* lebend. *2—5* fixiert. *bl* Blepharoplast.

wenige positive Angaben. Die eine rührt von DAVIS her und bezieht sich auf Derbesia. Er sah feine Körnchen im Mundende zunächst regellos gelagert; sie scheinen aus der Umgebung des Kernes zu stammen; später treten sie zu einem Körnerring zusammen (Fig. 643*4*,), der dann in die einheitliche festere Ringmasse übergeht, die wir schon oben erwähnten. YAMANOUCHI sah bei Cutleria und Zanardinia die in Fig. 640 wiedergegebenen Körnerreihen, die auch an den Kern anschließen und findet, daß das äußerste Korn zum Blepharoplasten wird. Eine Beziehung zum Centrosoma leugnet er auf das Entschiedenste und nimmt auch solche für Oedogonium, Cladophora und Vaucheria nicht an. Das um so mehr, als auch MOTTIER bei Chara den Blepharoplast aus der peripheren Plasmaschicht entstehen läßt. Ob das wirklich bei allen Algen ähnlich sei, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Es wird gern zwischen Geißeln und Cilien unterschieden, und zwar verstehen die Zoologen unter Cilien die kleinen, zahlreichen Plasmafortsätze, welche in großer Zahl — als Wimpern — den Leib von Protisten bedecken, während als Geißeln die in geringer Zahl auftretenden größeren Bewegungsorgane bezeichnet werden. Danach könnte man vielleicht die Bewegungsorgane der Vaucheria-Schwärmer als Cilien, die der meisten anderen als Geißeln bezeichnen. Allein Schuberg wies darauf hin, daß diese Unterscheidung schon für die Protisten wenig haltbar ist; für die Algen ist sie es noch weniger.

An den meisten Geißeln oder Cilien der Algenschwärmer ist eine besondere Struktur nicht nachgewiesen, man begnügte sich meistens mit der Behauptung, daß sie aus Hyalo- oder Kinoplasma bestehen. Ob diese einfache Auffassung auf die Dauer haltbar ist, mag man bezweifeln, wenn man erfährt, daß bei den Flagellaten durch moderne Methoden ein verwickelter Aufbau der Geißeln aufgezeigt wurde. Alfr. Fischer hat, glaube ich, zuerst gesehen, daß sich die Geißeln von Polytomella, Chlorogonium euchlorum u. a. aus zwei Teilen zusammensetzen. Er spricht von Peitschengeißeln; weil er einen festeren Stiel und eine leichter bewegliche ,,Schnur" wahrnahm. Solche Bildungen erwähnt Schuberg dann für Chlamydomonas und Euglena, Hamburger für Dunaliella, Kortschnikoff für Spermatopsis. Auch für die Cryptomonaden u. a. werden sie beschrieben. So zweifle ich nicht, daß sie bei den Volvocinen, wenigstens in den unteren Gruppen überall vorhanden seien, und daß sie sich bei anderen Phytoflagellaten ebenfalls vorfinden oder sich doch werden aufzeigen lassen. Bezüglich der Schwärmer bei grünen und braunen Algen etwas vorauszusagen, wäre wohl mißlich.

Allgemein geht die Auffassung dahin, daß der ,,Stiel der Peitsche" aus einem Rohr bestehe, welches ein Achsenfaden durchzieht und dieser ist es auch, welcher nach der einen Seite über das Rohr hervorragt, um die Peitschenschnur zu bilden, nach der anderen aber, d. h. an der Basis, aus ihm heraustritt, um den Basalkörper darzustellen. Der Achsenfaden wird meist als der festere Teil angesehen (Schuberg). Alfr. Fischer sprach solche Strukturen wenigstens teilweise als Kunstprodukte an; ob mit Recht, ist mir zweifelhaft. Wegen besonderer Strukturen, welche bei gewissen Flagellaten an den Geißeln auftreten, verweise ich auf die zoologische Literatur (z. B. Doflein, Hartmann, Handwörterbuch d. N.) und erinnere nur daran, daß die Geißeln natürlich nicht bloß in der Länge, sondern auch im Bau ungleich sein können, z. B. bei Uroglena, den Dinoflagellaten, den Cryptomonaden usw. Bei den letzteren werden bandförmige Bewegungsorgane beschrieben. Eine eigenartige Ungleichheit der Geißeln beschreibt auch Pascher bei Ulochloris (Chlamydomonade), ein Zeichen dafür, daß solche Differenzierungen in allen Gruppen herausgebildet werden können.

Flagellaten und Algenschwärmer bewegen sich — meistens mit dem Mundende voran — in einer langgezogenen Schraubenbahn. Dabei rotieren sie um ihre eigene Achse. Natürlich ist das nicht überall gleich, jede Art fast hat ihren eigenen Modus, die eine dreht rechts, die andere dreht links, Pendelbewegungen, Schwankungen anderer Art treten hinzu. Das ist in den Spezialarbeiten zur Genüge beschrieben. Für physiologische Zwecke hat Mast die Vorgänge bei den Volvocales, Jennings diejenigen bei Euglena u. a. genauer beschrieben. Desroche läßt die Geschwindigkeit der Bewegung abhängig sein von der Viskosität des Mediums und der Temperatur. Sie ist naturgemäß umgekehrt proportional der ersteren und steigt mit der letzteren.

Daß die Geißeln die Bewegungsorgane seien, ist nie bestritten worden, über den Mechanismus aber gehen und gingen die Ansichten weit auseinander. Bütschli, Pfeffer u. a. haben die Bewegungen der Geißeln mit denen einer

Schiffschraube verglichen, allerdings dabei schon hervorgehoben, daß die Flügel des Propellers nicht ganz starr zu sein brauchen. Das beruhte auf Mutmaßungen, denn in der Bewegung sind unter dem gewöhnlichen Mikroskop die Geißeln wenig sichtbar. Durch Anwendung des Ultramikroskops gelang es aber Uhlehla, die Geißeln in der Bewegung sichtbar zu machen und dadurch eine Basis für das Verhältnis dieser Erscheinungen zu schaffen. Dabei zeigte sich, daß die genannten Forscher im wesentlichen Recht hatten, daß aber die Bewegung der fraglichen Organe nicht bloß sehr kompliziert, sondern auch keineswegs einheitlich ist. Es ist auch nicht leicht, sie auf Grund der Schrift von Uhlehla klar wiederzugeben.

Wir wählen einige Beispiele aus. Chromulina Rosanoffii hat eiförmige Zellen und an deren Vorderende eine gekrümmte Geißel (Fig. 644, *4*). In der Bewegung durchläuft sie eine Bahn, die durch Fig. 644, *4* wiedergegeben ist. Uhlehla nennt den Raum, welchen die Geißel umschreibt, nach dem Anblick, den er im Ultramikroskop gewährt, Lichtraum. Wird die Bewegung der Zelle gehemmt, so leuchten im Lichtraum die in Fig. 644, *4* wiedergegebenen Linien auf.

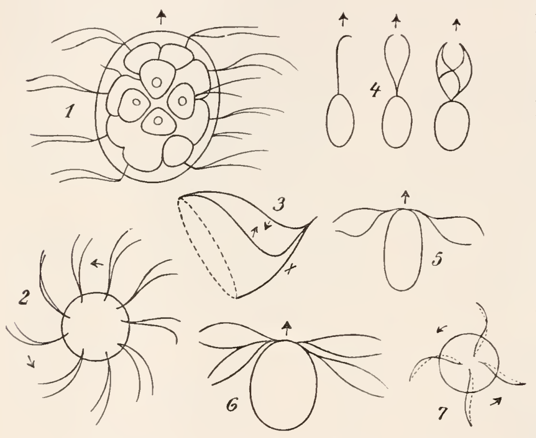



Fig. 644 n. Uhlehla. *1—3 Pandorina Morum. 4 Chromulina Rosanoffii. 5 Chlamydomonas. 6 Ulothrix*-Schwärmer von der Seite. *7* Ders. von oben.

Aus diesen und ähnlichen Befunden schließt Uhlehla, daß die Geißeln nicht bloß in einem kegelähnlichen Mantel rotieren, sondern sich auch in komplizierter Weise während der Bewegung kontrahieren. Damit wäre nicht eine Propeller-, sondern mehr eine Ruderbewegung gegeben, die freilich im einzelnen vorläufig kaum zu beschreiben ist.

Chlamydomonas Braunii hat zwei Geißeln, Ulothrix-Schwärmer besitzen deren vier (Fig. 644, *6*); demgemäß beobachtet man zwei bzw. vier Lichträume, die im wesentlichen dem einen bei Chromulina ähnlich sind. Von oben betrachtet, ergibt sich ein Bild wie Fig. 644, *7*.

Pandorina (Fig. 644, *1*) streckt seine Geißelpaare alle seitwärts, alle arbeiten gleichsinnig und so entsteht in der Aufsicht ein Bild wie Fig. 644, *2*, an welchem die Ähnlichkeit mit Ulothrix sofort in die Augen springt.

Die Geißeln kreisen alle in einer im Querschnitt elliptischen Bahn (Fig. 644, *3*), die gelegentlich fast zu einer geraden werden kann, gleichzeitig aber kontrahieren sie sich — von der Basis beginnend — an einer bestimmten Stelle ihrer Bahn. Fig. 644, *3* deutet das an, an dem durch *x* gekennzeichneten Ort ist die Verkürzung am stärksten, und auch wohl die Ruderwirkung am energischsten.

Weiteres ist hier kaum zu sagen. Uhlehla schildert auch noch das Verhalten der Geißeln bei Schreckbewegungen usw.

Wie sich die ungleichen Geißeln in den verschiedenen Gruppen benehmen, wie Schleppgeißeln, wie Quergeißeln usw. arbeiten, ist auch bei Uhlehla wenigstens teilweise nachzusehen. Manches ist auch in Band 1 bei den einzelnen Gruppen erwähnt, hier alles zu wiederholen und auch alle Angaben zu sichten, welche in der zoologischen Literatur niedergelegt sind, ist unmöglich.

Die Geißeln können auch dazu dienen, Schwärmer auf der Unterlage festzuheften, wie das z. B. in typischer Weise bei den Ectocarpeen erfolgt. Nicht selten berühren auch bewegliche Zellen anderer Gruppen vorübergehend mit den Geißelspitzen die Unterlage, rücken auf dieser hin, machen hüpfende Bewegungen usw. Uhlehla hat das für Bodo erneut beschrieben.

Was wird nun aus den Geißeln unserer Schwärmzellen, wenn die Bewegungsperiode beendet ist? Für zahlreiche Flagellaten weiß man (vgl. Bd. 1), daß sie ihre Cilien abwerfen, und für gewisse behäutete Chlamydomonaden zeigten wir, daß die Geißeln der Mutter nicht auf die Tochter übergehen brauchen. In ähnlicher Weise werden sicher in gewissen Fällen auch von den Zoosporen der höheren Algengruppen die Cilien bei der Festsetzung und Keimung abgeworfen. Klebs gibt z. B. an, daß die Schwärmer von Ulothrix ihre Geißeln abstoßen, wenn der Körper derselben sich festgesetzt hat.

Auch unter der Einwirkung von Chemikalien (Fischer, Korschnikoff u. a.) kann eine Loslösung der Bewegungsorgane von ihren Mutterzellen Platz greifen. Namentlich im letzteren Fall tritt eine auffallende Einrollung der Geißeln von ihrer Basis her ein.

Nicht überall aber liegen die Verhältnisse klar, schon deswegen nicht, weil auf diesem Punkt nicht immer ausreichend geachtet wurde. Alfr. Fischer kommt aber in einer Zusammenstellung der Literatur zu dem Resultat, daß vielfach auch die Geißeln der Algenschwärmer von der Mutterzelle zurück- resp. eingezogen werden. Das wäre z. B. nach Strasburger der Fall bei der Keimung der Zoosporen von Oedogonium, Cladophora, Vaucheria usw., und bei Ectocarpus vereinigen sich ja auch die Geißeln der Gameten nach Berthold, Kuckuck u. a. wieder mit der Mutterzelle.

Neben der Bewegung durch Geißeln geht nicht selten die amöboide einher. Sie findet sich in allen Abstufungen. Bei den Chrysomonaden kennen wir Formen, die Chrysamoeben, die einen großen Teile ihres Lebens im amöboid beweglichen Zustande zubringen und von ihren Geißeln kaum Gebrauch machen. Rhizochrysis u. a. (1, 17) haben jene Organe ganz eingebüßt. Auch bei den Heterocontae ist amöboide Bewegung der schwärmenden Zellen häufig wahrzunehmen. Bei den eigentlichen Algen verliert sich diese Fähigkeit bis zu einem gewissen Grade; aber Pascher hat doch ganz besonders auf eine große Zahl von Fällen, z. B. bei den Ulotrichales, hingewiesen, in welchen Amöboidie einsetzt, mehr als man bislang wohl erwartet und beachtet hatte. Ganz allgemein treten auch Formveränderungen ein, wenn die nackten Schwärmer sich auf irgendeiner Unterlage festsetzen, dann aber handelt es sich kaum noch um ausgiebige Kriechbewegungen.

## Die Entwicklung.

Die Entwicklung der Schwärmer ist natürlich überall von den Autoren besprochen worden, welche die einzelnen Familien usw. bearbeiteten. Besonders eingehend aber studiert ist sie von Strasburger, Berthold, Klebs u. a.

Die meisten Beobachter hielten sich an das Studium von Cladophora, Codium, Bryopsis, Hydrodictyon, sowie von Oedogonium und Ulothrix.

Bei den Formen mit Netzchromatophor, wie Hydrodictyon, Cladophora u. a. werden bei Beginn der Schwärmerbildung die Fortsätze des Farbträgers, welche etwa nach innen vorragen, eingezogen. Die Pyrenoide mitsamt der umgebenden Stärke werden aufgelöst, und die eventuell vorhandenen Stärkemassen gleichmäßig über das Stroma verteilt. Darin stimmen Strasburger, Berthold, Klebs und Kuckuck überein, während Schmitz wohl mit Unrecht das Persistieren der Amylumkerne behauptete. Da auch das Plasma etwas schaumig wird, entsteht eine trübe Masse, gebildet durch das von Plasma dicht eingehüllte Chromatophor, durch dessen relativ enge Maschen dann noch die Kerne, die sich eventuell noch mitotisch vermehrten, als helle Flecke hervorschauen. Algen mit zahlreichen Chlorophyllplättchen, wie Bryopsis u. a., verhalten sich durchaus ähnlich, das Plasma wird auch bei ihnen schaumig, die Kerne vermehren sich erheblich auf karyokinetischem Wege, und die Chromatophoren teilen sich wiederholt, natürlich in den männlichen Gametangien häufiger als in den weiblichen. Auch darin tut sich eine veränderte Situation kund, haß die Farbkörper im letzten Falle ihren Platz nahe der Zellwand verlassen und sich meistens auf die Kante stellen; das ist eine Erscheinung, welche Kuckuck auch für die Ectocarpeen angibt (2, 69).

Nach solchen Umlagerungen pflegt bei den Algen mit einigermaßen großen Zellen ein ziemlich gleichmäßiger, dicker Plasmawandbelag zu resultieren, der eine oder wenige zentrale Vakuolen einschließt.

Nunmehr beginnt die Aufteilung des eben genannten Plasmamantels, welche endlich zur Schwärmerbildung führt. Der Prozeß ist aber keineswegs einfach.

Bei Hydrodictyon (Klebs, Timberlake) treten im Protoplasma Spalten auf; erst vereinzelt und scheinbar ganz regellos vermehren sie sich und zerlegen den Wandbelag in eckige, auch band- und plattenförmig gestaltete Streifen (Fig. 645, *1*, *2*, *8*), welche eine größere Zahl von Kernen enthalten. Die Spalten aber sind zunächst unvollständig, deshalb hängen (Fig. 645, *1*) die Teilstücke vorläufig noch zusammen. Später freilich gehen die Teilungen weiter und führen zur Bildung von Plasmaballen, deren jeder nur einen Kern enthält, die sich aber ziemlich regelmäßig polygonal gegeneinander abplatten (Fig. 645, *3*, *9*, *10*). Jedes Polygon ist die Anlage eines Schwärmers.

Nicht wesentlich anders verhalten sich Protosiphon (Klebs), Cladophora, Bryopsis, Ulothrix u. a. (Strasburger, Berthold). Die Ähnlichkeit zwischen Cladophora und Hydrodictyon ergibt sich ohne weiteres aus dem Vergleich von Fig. 646 und Fig. 645. Die Angaben der Forscher weichen insofern ab, als für die einen Arten eine sukzedane, für andere eine simultane Spaltung des Plasmaleibes der Mutterzellen behauptet wird.

In den meisten Fällen bilden die polygonalen Schwärmeranlagen eine einzige Schicht um die zentrale Vakuole; wo aber besondere zahlreiche Schwärmer entstehen sollen, wie bei Bryopsis oder Chaetomorpha u. a., sind deren mehrere vorhanden, und die Polygone erscheinen meist stark abgeflacht; sie entstehen aber nicht anders als die vorerwähnten.

Schon während oder kurz nach der Bildung jener einkernigen Plasmaballen tritt bei nicht wenigen Algen die Hauptmasse der Zellsubstanz, d. h. der ganze wandständige Plasmaschlauch, in welchem sich die geschilderten Vorgänge abspielen, langsam aber ziemlich weit von der Wand zurück, während gleichzeitig die in solchen Fällen stets vorhandene zentrale Vakuole

erheblich verkleinert wird (Fig. 646, *2*, *6*). Dieser Vorgang ist bei Cladophora, Chaetomorpha, Protosiphon, Codium usw. zu beobachten, bei anderen Formen aber, z. B. bei Hydrodictyon, Bryopsis, Botrydium, Valonia, Ana-

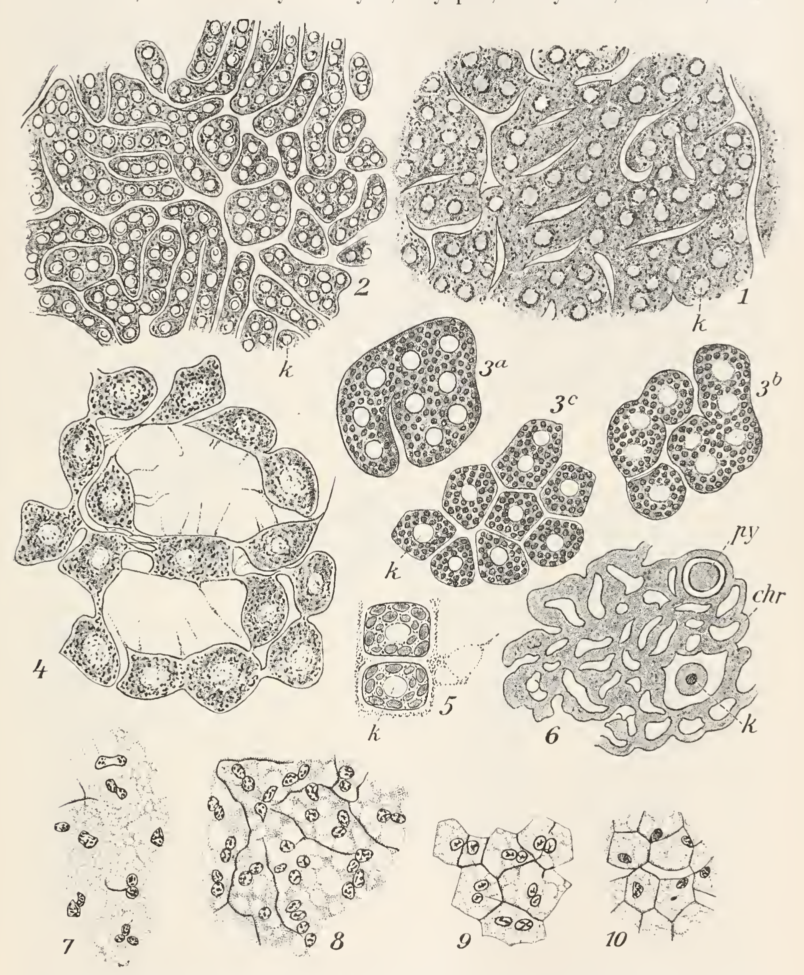



Fig. 645. Schwärmerbildung bei *Hydrodictyon*. *1—6* n. Klebs n. leb. Material. *7—10* n. Timberlake n. fixiertem Material. *1—5*, *7—9* succedane Zerlegung des Plasma-Wandbelages. *6* Stück eines Chromatophors aus einer wachsenden Zelle. *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid.

dyomene, Acetabularia u. a. erfolgt diese Kontraktion nicht oder doch nur in geringem Maße, statt dessen tritt zwar nicht immer, aber doch häufig eine andere Erscheinung auf. Das in Portionen zerlegte Plasma bildet Netze,

wie wir sie u. a. in **1,** 404 für Bryopsis abbildeten (vgl. auch Fig. 645. *4*), oder es häuft sich doch in gewissen Regionen der Mutterzellen in irgendeiner Weise stärker an, z. B. bei Halicystis (**1,** 364).

Die geschilderten Netzbildungen sind wohl nur in sehr großen Sporangien oder Gametangien möglich, in kleineren Zellen dieser Art fehlen sie; in solchen bleibt vielfach alles, Vakuole, Plasma usw. am gewohnten Platze, nicht selten aber, z. B. bei Ulothrix, Chaetophoreen usw. wird die ursprünglich zentral gelegene Vakuole einseitig gegen die Zellwand herausgeschoben, während sich das Plasma an der entgegengesetzten Seite sammelt.

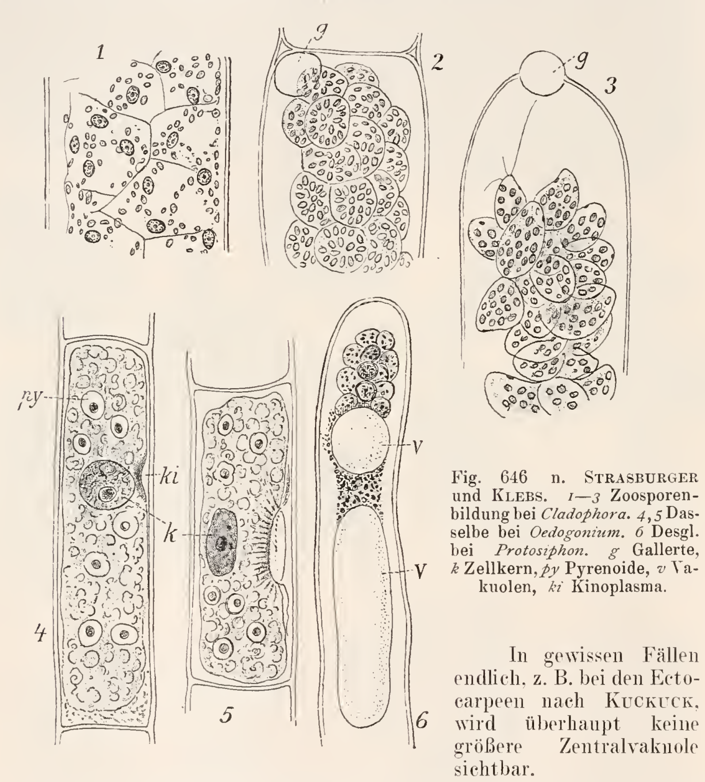



Fig. 646 n. Strasburger und Klebs. *1—3* Zoosporenbildung bei *Cladophora*. *4*, *5* Dasselbe bei *Oedogonium*. *6* Desgl. bei *Protosiphon*. *g* Gallerte, *k* Zellkern, *py* Pyrenoide, *v* Vakuolen, *ki* Kinoplasma.

In gewissen Fällen endlich, z. B. bei den Ectocarpeen nach Kuckuck, wird überhaupt keine größere Zentralvakuole sichtbar.

Genauere Untersuchung zeigte, daß jene Ortsveränderungen auf eine gewisse Mittelschicht des Plasmas beschränkt sind, die freilich die Hauptmasse des Zytoplasmas ausmacht. Unbeteiligt an den Vorgängen ist auf der einen Seite die Hyaloplasmaschicht, welche der Membran anliegt, auf der anderen die Plasmalamelle, welche die Vakuolenwand darstellt. Das läßt sich ziemlich leicht an Hydrodictyon oder Bryopsis erkennen. Die in den Sporangien resp. Gametangien hell bleibenden Stellen zwischen den gefärbten Netzsträngen zeigen jene innere und äußere Lamelle deutlich, und zwar getrennt durch eine glashelle, bislang undefinierte Masse.

Bei Protosiphon, Cladophora u. a. wird die Vakuole und deren Wand in dem Moment besonders deutlich, wo die schwärmerbildende Plasmamasse von der Zellwand zurücktritt. Dieser Vorgang wird überhaupt nur möglich durch eine erhebliche Verkleinerung der Vakuole, die zweifellos Flüssigkeit abgibt und bei dieser Gelegenheit oft in mehrere Teile zerschnürt wird. Fig. 646, *6* zeigt aber auch sofort, daß die in Rede stehende innere Plasmalamelle in diesen Stadien von dem übrigen Zelleibe ganz unabhängig ist.

Die äußere Hyaloplasmaschicht ist in den letzten Fällen viel schwerer zu erkennen, und Strasburger wie Klebs erwähnen sie kaum, Berthold aber hat sie bei Cladophoren sowohl als auch bei Codium (Mskr.) deutlich beobachtet und gefunden, daß von der dünnen wandständigen Schicht zarte Fäden nach den inneren schwärmerbildenden Massen verlaufen. Ist das, wie ich glaube, richtig, so kann man wohl annehmen, daß die aus den Vakuolen bei deren Kontraktion austretende Flüssigkeit sich in dem Raume zwischen äußerem Hyaloplasma und mittlerer Plasmamasse sammelt. Daraus wäre dann auch verständlich, daß diese Zellen ihren Turgor, wenigstens soweit ich sehe, bei den geschilderten Vorgängen nicht einbüßen. Für Cladophora, Codium u. a. liegen zwar präzise Angaben nicht vor, für Hydrodictyon aber gibt Klebs an, daß der Turgor zwar mit der fortschreitenden Schwärmerbildung sinke, daß aber noch kurz vor der definitiven Fertigstellung der Schwärmer der gesamte Protoplast der Mutterzelle durch Salzlösungen einheitlich zur Kontraktion gebracht werden kann.

Zeigt sich schon an den geschilderten Verschiebungen die geringe Beteiligung von Vakuolenwand und äußerem Hyaloplasma an der Schwärmerbildung, so lehren auch direkte Beobachtungen, daß die erwähnten kleinen Spalten, welche die Trennung der Häufchen und Ballen besorgen, vor jenen beiden Lamellen Halt machen, diese also nicht mit durchsetzen. Die Schwärmer werden also sicher der Hauptsache nach aus der Mittelschicht herausmodelliert, und die Frage wäre jetzt, ob diese in toto für die Polygone (die Anlagen der Einzelschwärmer) verbraucht wird. Ich glaube nicht. Klebs schildert für Hydrodictyon (wir erwähnten das schon oben), daß auch nach Fertigstellung der Plasmaballen verbindende Stränge übrig bleiben (Fig. 645, *4*) Man könnte nun, wie Strasburger das für Cladophora auch getan, annehmen, daß dieselben schließlich reißen und dann eingezogen werden. Allein dem widerspricht doch Fig. 645, *5*, in welcher die Zoosporenanlage gerade gegen jene helle Fadensubstanz scharf abgegrenzt erscheint, dieselbe wird danach kaum für die Schwärmerbildung selbst Verwendung finden. Klebs spricht denn auch von einer Zwischensubstanz, welche „aufgebraucht“ werde. Berthold (Mskr.) hat ebenfalls solches Zwischenplasma gefunden und bildet dasselbe z. B. in seiner **1**, 400 wiedergegebenen Zeichnung für Codium äußerst deutlich ab, auch bei Bryopsis usw. sah er ähnliches. Danach ist kein Zweifel, daß auch von der Mittelschicht bei der Schwärmerbildung Reste übrig bleiben. Sie erscheinen bei der Reife der ganzen Organe als mehr oder weniger große Ballen, welche im leeren Sporangium liegen bleiben. Gelegentlich sind diese Reste sogar mit Chlorophyllkörperchen versehen, und es scheint fast, als ob bisweilen selbst einzelne Kerne übrig bleiben können, die sich dann mit etwas Plasma zusammen zu Zellchen gestalten. Ob diese entwicklungsfähig sind, ist zweifelhaft.

Auch in anderen Gruppen, welche wie die Konjugaten keine beweglichen Gameten bilden, wird nicht immer alles Plasma der Mutterzellen bei der Kopulation verbraucht. Das ist besonders deutlich bei Mougeotia (**1**, 99), dürfte aber auch sonst vorkommen.

Die Vollständigkeit erfordert den Hinweis, daß nicht alle Forscher den obigen Darlegungen zustimmen, z. B. macht TIMBERLAKE manche Angaben, welche von dem abweichen, was BERTHOLD, KLEBS u. a. fanden. Ich kann mich aber einstweilen nicht überzeugen, daß letztere sich geirrt. Vielleicht beruhen die Unterschiede in den Befunden zum Teil darauf, daß der eine Beobachter lebendes, der andere fixiertes Material vorzugsweise berücksichtigte.

In den Darstellungen sind Vakuolenwand, Hyaloplasma und Mittelschicht meistens getrennt behandelt worden, und ich bin der Übersichtlichkeit halber diesem Brauche gefolgt. Es ist aber doch fraglich, ob es gerechtfertigt ist, jene drei Schichten als etwas in Wirklichkeit Gesondertes anzusprechen.

Ich bin nicht überzeugt, daß die Vakuolenwand ein spezifisches Organulum der Zelle ist, und ich glaube das noch weniger bezüglich der äußeren Hautschicht. Deswegen halte ich es auch für zulässig, in unserem Falle alle übrigbleibenden Reste als etwas Einheitliches zu betrachten und sie als Periplasma zu bezeichnen, wie das schon von verschiedenen Autoren geschehen ist. Damit nähert man sich aber sehr der BERTHOLDschen Auffassung, der die Bildung der Schwärmer bei den Algen, eventuell auch bei den Saprolegnien usw., als eine freie Zellbildung betrachtet. Ebenso wie die Sporen im Ascus, werden nach ihm die Schwärmer verschiedenster Art aus der Mitte des Zytoplasmas herausmodelliert, der übrig bleibende Rest wird beseitigt. Mir scheint diese Auffassung wohl plausibel, um so mehr, als BERTHOLD fand, daß bei Bryopsis u. a. in den Ballen resp. Polygonen, wie sie der Fig. 645, *3c* entsprechen, noch eine Kontraktion und darauffolgend eine zweite Schwellung stattfindet. Erst nach dieser ist die Schwärmerbildung vollends beendet. KLEBS u. a. stimmen BERTHOLD in der letzten Auffassung nicht ganz zu, allein sie erklären auch nicht ausreichend Funktion und Verbleib des Periplasmas. Demnach muß hier wohl erneute Untersuchung entscheiden, die auch herauszubringen hätte, ob das Periplasma eventuell einmal fehlen kann.

Wir haben von den Vorgängen innerhalb der Ballen resp. Polygone wenig geredet, das soll jetzt nachgeholt werden. Die Kerne liegen, wie BERTHOLD und STRASBURGER zeigten, zunächst in normaler Stellung innerhalb der Chromatophorenschicht. Später aber kehrt sich die Sache um, die Kerne rücken ganz nach auswärts, tunlichst an die Hyaloplasmaschicht heran, und der grüne plasmatische Ballen gruppiert sich nach einwärts gleichmäßig um den zugehörigen Zellkern (Fig. 645, *3*). Auch da, wo sich das Mittelplasma von der Wand zurückzieht, ist in den einzelnen Haufen der Kern auswärts gekehrt. Die anfangs unregelmäßig gelagerten Chromatophoren ordnen sich später wieder regelmäßig, indem sie an die Peripherie der Einzelballen wandern und sich dort parallel zur Oberfläche derselben festsetzen. Inzwischen beginnt in unmittelbarer Nähe des Kernes die Ausbildung der Geißeln.

Die Vorgänge werden am besten verstanden, wenn wir zunächst einmal die bequemer übersehbaren Prozesse bei Oedogonium berücksichtigen. Hier beginnt die Bildung der einzigen Zoospore damit, daß der Kern (Fig. 646, *4*) ganz nahe an irgendeiner Stelle der Längswand heranrückt, an jener Stelle sammelt sich dann nach STRASBURGER sehr reichlich Kinoplasma an, und wenn die glänzende, hyaline Masse in Gestalt einer flachen Linse entwickelt ist, treten aus dem Rande derselben die Geißeln hervor (Fig. 646, *5*). Inzwischen wanderte der Kern vom Mundende zurück.

Jeder Ballen in den Zellen anderer Algen, welche mehrere Schwärmer erzeugen, verhält sich nun ganz zweifellos ebenso wie eine ganze Oedogoniumzelle. Nach STRASBURGER sammelt sich auswärts vor jedem Kern

Kinoplasma und aus diesem werden die Geißeln seitwärts pseudopodienartig hervorgestreckt, mögen nun die Schwärmer in einer oder in mehreren Lagen in der Mutterzelle entstehen. Während dieser Zeit pflegen auch die Schwärmer ihre definitive Gestalt anzunehmen.

Strasburger schloß in älteren Arbeiten mit anderen Forschern das Kinoplasma von der Schwärmerbildung aus; später meinte er, es möchte wohl (Oedogonium, Cladophora) die plasmatische Hautschicht für das Mundende mit verwendet werden. Das widerspricht bis zum gewissen Grade den oben angestellten Erwägungen. So ist Nachprüfung erforderlich, auch mit Rücksicht auf die Frage, ob jeder Schwärmer etwas von der Hautschicht der Mutterzelle mitbekommen muß. Letzteres ist so gut wie ausgeschlossen bei Bryopsis, Chaetomorpha usw., wo ja die Schwärmer in mehreren Lagen übereinander liegen. Untersucht werden muß auch noch weit besser die Blepharoplasten-Frage und die Entstehung der Geißeln (vgl. S. 97).

Mit dem Gesagten sind natürlich noch lange nicht alle Varianten der Schwärmerentwicklung wiedergegeben. Wir haben hier die Chlorophyceen in den Vordergrund gestellt und die Vorgänge bei den Ectocarpeen etwas in den Hintergrund treten lassen, weil schon im Spezialkapitel über diese manches erzählt ist, und weil außerdem die Spermatozoidbildung der Fucaceen, die wir im nächsten Abschnitte bringen, sehr viele Ähnlichkeiten mit der Schwärmerbildung bei den Ectocarpeen hat. Aber auch aus anderen Gruppen fehlt manches, weil Untersuchungen fehlen. Nur einiges Wenige kann noch berichtet werden.

Die Entwicklung der Vaucheria-Schwärmer, oder besser des Sporangiums, ist nicht so übermäßig verschieden von der Entwicklung des gleichnamigen Organs bei anderen Algen. Wie bei Cladophoren, Codien usw. treten die Kerne zwischen den Chromatophoren hindurch an die Hautschicht des Plasmas heran, hier sammelt sich jedem Kern gegenüber Kinoplasma und aus diesem wachsen je zwei Cilien hervor. Der Unterschied von Hydrodictyon u. a. besteht also, das ist ganz klar, nur in dem Unterbleiben der Spaltenbildung, und auch dadurch wird die Annahme gestützt, daß die Schwärmer der Vaucherien nichts anderes sind, als in toto ausgeschlüpfte Sporangien (**1**, 420).

A priori würde man wohl annehmen, daß die Kernteilungen in den jungen Sporangien so lange fortgesetzt werden, bis die Kernzahl erreicht ist, welche der Menge der zu bildenden Schwärmer usw. entspricht. Ich glaube auch, daß dies für die meisten Fälle zutrifft, aber es dürften doch auch Ausnahmen vorkommen.

Derbesia hat sicher (Berthold, Davis) im jungen Sporangium mehr Kerne als später Schwärmer gebildet werden. Nach Berthold würden deren mehrere verschmelzen, nach Davis würden die überzähligen (**1**, 408) vernichtet und nur soviele übrig bleiben, als Schwärmer entstehen. Hydrodictyon sollte nach Klebs auch mehr Kerne bilden als für die Ausgestaltung der beweglichen Zellen erfordert werden, allein Timberlake bestreitet das wohl mit Recht, und so bleibt der von Derbesia einstweilen der einzige einigermaßen sichere Fall.

Die Bildung der Florideentetrasporen klingt in mancher Beziehung an die Vorgänge bei den Ectocarpeen an. In den Mutterzellen sammelt sich reichlich Protoplasma, das nach Went von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzt wird. Auch Kuckuck sprach brieflich von einer Vakuolisierung und erwähnte, daß die Chromatophoren sich senkrecht zur Zellwand stellen, um sich später, wenn die Tetrasporen gebildet sind, wieder nahe

an dieselbe parallel zur Oberfläche zu lagern. Über die Reduktionsteilungen wurde schon in Band 2 berichtet; auch über die Trennungswände, welche hier offenbar ganz anders entstehen als bei Grün- und Braunalgen.

## Die Entleerung.

Nachdem wir die Entstehung der Schwärmer bis zum Reifestadium verfolgt haben, wäre jetzt die Frage nach dem Mechanismus der Entleerung aus der Mutterzelle zu streifen. Auch diese Dinge liegen nicht übermäßig klar; sie sind kaum konsequent und vergleichend untersucht, denn die meisten Monographen behandeln diesbezügliche Tatsachen nur nebenbei. Walz allein macht besondere Angaben, und Genaueres finden wir auch bei Klebs und Berthold (Mskr.).

Bei Bryopsis, Codium, Cladophora usw., überhaupt wohl bei Algen mit recht großen Sporangien oder Gametangien geraten die Schwärmer schon in der Mutterzelle in lebhafte wimmelnde Bewegung, die verbunden ist mit gegenseitigem Stoßen und Drängen der Zoosporen oder Gameten. Die Bewegung ist so stark, daß dadurch die großen zentralen Vakuolen in Mitleidenschaft gezogen werden und anfangen zu wackeln. Die genannten Algen, welche diese Erscheinung zeigen, lassen meistens ihre Schwärmer einzeln oder in ganz kleinen Gruppen aus einer ziemlich engen Öffnung austreten (1, 400). Doch sind beide Prozesse nicht immer verknüpft, denn die Gameten der Ectocarpeen treten zwar im allgemeinen einzeln aus den Gametangien hervor, zeigen aber in diesen nur geringe Bewegung. (Vgl. Fig. 362, *2*, 71.)

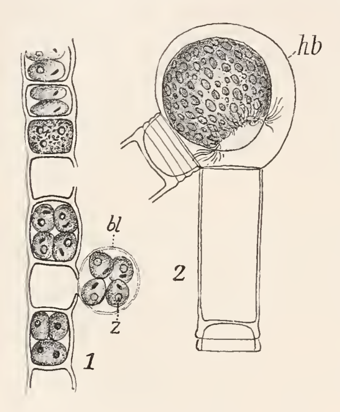



Fig. 647 n. Klebs und Hirn. *1* Entleerung der Zoosporen bei *Ulothrix*. *2* Dass. bei *Oedogonium*. *bl* resp. *hb* Hüllblase, *z* Zoosporen.

Andere Algen dagegen lassen ihre Schwärmer nicht einzeln austreten. Bei Ulothrix (Fig. 647, *1*), Protococcoideen (z. B. Trochiscia Wille), auch bei Oedogonium (Fig. 647, *2*) sind die Schwärmer in der Mutterzelle von einer hyalinen Blase umgeben und treten auch von dieser umschlossen aus einer Öffnung aus. Erst wenn der ganze Schwärmerballen ins Freie gelangt ist, beginnt, wenigstens für gewöhnlich, die Bewegung, und dann findet auch eine Zerstörung der Blase durch Quellen oder Zerreißen statt.

Die Zoosporen der Ectocarpeen treten nach Kuckuck auch in einem zunächst unbeweglichen Klumpen aus dem unilokulären Sporangium aus. Sie werden aber nicht durch eine hohle Blase umhüllt, sondern durch Schleimmassen zusammengehalten, welche sie dann, oft mit einem Ruck, verlassen.

Die Öffnung, aus welcher die Schwärmer in der einen oder anderen Weise hervortreten, kann in recht verschiedener Weise gebildet werden.

Die Hypnocysten von Acetabularia öffnen sich mit einem Deckel, bei Oedogonium entsteht der bekannte Ringriß (Fig. 647, *2*), und bei Hydrodictyon usw. wird die ganze Membran oder doch deren äußerste Schichten mehr oder weniger zerfetzt.

Anders liegen die Dinge bei den plurilokulären Sporangien der Ectocarpeen usw., hier werden bekanntlich die inneren Wände der kleinen Zellen aufgelöst, und die Gameten treten aus einer Öffnung am Scheitel, seltener an der Seite des ganzen Organes heraus.

Das führt dann hinüber zu den überaus zahlreichen Fällen, in welchen eine regelrechte, runde Öffnung durch Verquellen einer scharf umschriebenen Membranstelle herbeigeführt wird, wie das bei Ulothrix und Verwandten, bei Cladophoreen, Siphoneen usw., sowie auch bei den unilokulären, ja sogar bei manchen plurilokulären Sporangien der Phaeosporeen Regel ist. Die Löcher liegen natürlich seitlich an Zellen, welche sich im Fadenverbande befinden, nehmen dagegen häufig die Spitze der Sporangien oder Gametangien ein, wo diese frei sind (Fig. 646).

Der Quellungsprozeß, welcher der Lochbildung vorausgeht, ist im einzelnen wohl etwas verschieden; häufig sieht man bis zum letzten Augenblicke kaum eine Andeutung der zukünftigen Öffnung, häufig aber macht sich der Vorgang, z. B. bei Cladophora (Fig. 646, *3*), Codium u. a. schon ziemlich lange vorher bemerkbar, indem (durch Umwandlung der Zellwand) eine linsenförmige, hyaline Gallertmasse an der entscheidenden Stelle gebildet wird, welche endlich so weit aufquillt, daß die Schwärmer hindurchtreten können. Solche quellende Gallertmassen bilden nach Berthold (Mskr.) bei Codium ziemlich lange Röhren (1, 400), und diese leiten nach unserem Autor die Gameten aus den tief im Gewebe liegenden Gametangien an die Oberfläche des Thallus.

Das alles betrifft aber nicht den eigentlichen Entleerungsmechanismus, d. h. die Frage: Welche Kräfte befördern den oder die Schwärmer hinaus? Da ist nun für eine Anzahl von Fällen wohl sicher, daß quellende Schleimmassen die Arbeit verrichten. Walz schildert, wie bei Cladophora die inneren Schichten der Sporangienwand aufquellen; dabei verändern sie sich auch chemisch, denn sie färben sich mit Jod bläulich oder schwach violett, während die fest bleibenden äußeren Membranschichten durch dies Reagens nur gelb werden. Die immer mehr quellenden Massen drängen die Zoosporen zur Öffnung hinaus und gelangen nach Walz dabei zum Teil selber ins Freie. Wasser entziehende Mittel hemmen den Austritt aus naheliegenden Gründen. Unbewegliche oder abgetötete Zoosporen werden auch ausgestoßen, woraus Walz mit Recht schließt, daß die Bewegung der Zoosporen bei der ganzen Frage nicht das Entscheidende sei.

Für die Gametangien von Hydrodictyon schildert Klebs in ganz ähnlicher Weise die Verquellung der inneren Membranschichten, während die äußeren auch hier fest bleiben. Die Gameten werden zum Unterschiede von Cladophora, wie schon erwähnt, frei durch einfaches Aufreißen der peripheren Membranlamellen.

Noch weiter geht der Quellungsprozeß in den Zoosporangien von Hydrodictyon, hier wird die ganze Membran zu Gallerte, mit alleiniger Ausnahme der Kutikula; letztere blättert gleichsam ab, und die jungen Netze werden durch völlige Verquellung der Gallerte ganz frei.

Auch bei Chaetophora-Arten verquillt nach Walz die ganze Membran.

In den besprochenen Fällen handelt es sich nach allen vorliegenden Angaben um die ursprüngliche Membran des Sporangiums usw., resp. um deren Umbildungsprodukte. Es gibt aber Algen, bei welchen gallertähnliche Massen an der Innenseite der Wandung durch Ausscheidung aus dem Plasma ausgebildet werden.

Dahin dürfte zunächst Oedogonium gehören. Die Blase, welche die Schwärmer dieser Alge bei deren Austritt umgibt (Fig. 647, *2*), wurde im

Innern der Mutterzelle schon von de Bary und Walz, später von Strasburger, Klebs und Hirn auf ziemlich frühen Stufen erkannt, während Pringsheim unrichtig behauptete, sie entstehe erst in dem Moment, in welchem die Zoospore die Mutterzelle verläßt. Sie liegt der Zoospore eng an und gibt auch bereits in der Mutterzelle mit Jodlösung eine violette Färbung. Die Blase färbt sich außerdem (nach Hirn) mit Jod und Schwefelsäure blau. Schon de Bary sprach das fragliche Gebilde als ein besonderes Ausscheidungsprodukt des Zellenleibes an, und diese Auffassung wird bestätigt durch Befunde von Klebs und Hirn, wonach plasmolysierte Zoosporenmutterzellen ebenfalls jene Schicht entwickeln, und zwar als Hülle um die kontrahierte Plasmamasse. Wie nun die Zoospore nebst Blase entleert wird, ist nirgends angegeben. Konsequenterweise muß man wohl vermuten, daß auch die innere Lamelle der ursprünglichen Wand quillt, und so die Blase heraustreibt. Ähnlich liegen die Dinge bei Ulothrix, Trochiscia (Wille) u. a., auch hier wurden die angegebenen Reaktionen der Blase wahrgenommen.

Aber nicht bloß solche Algen, deren Schwärmer in einer Blase austreten, besitzen sekundär aufgelagerte Gallertschichten, solche kommen, wie mir nach Bertholds Angaben (Mskr.) nicht zweifelhaft ist, u. a. auch bei Codien vor. Wir haben darüber im 1. Band eingehend berichtet.

Die Quellung der eigentlichen Sporangienmembran auf der einen, die Anlagerung neuer Schichten auf der anderen Seite sind zunächst scheinbar recht verschiedene Dinge. Aber auch hier ist Nachuntersuchung, wie mir scheint, vonnöten, um eventuell die Gegensätze zu mildern.

In allem, was wir bislang über Entleerung der Schwärmer berichteten, spielt die plasmatische Hautschicht der Sporangien usw. keinerlei Rolle. Klebs gibt auch für Hydrodictyon an, daß das gesamte Periplasma (Hautschicht und andere Reste) zu Klümpchen geballt werde und tatenlos irgendwo liegen bleibe, und ähnliches geht aus Bertholds Angaben über Codium hervor.

Ältere Angaben von Cohn bis auf Dodel und Strasburger lauten ein wenig anders, aber ich glaube vorläufig nicht, daß in irgendeinem Falle Reste des Zellplasmas bei der Schwärmerentleerung aktiv beteiligt sind, vermute vielmehr, daß quellende Gallertmassen allein, mögen sie der Membran direkt entstammen oder ihr nachträglich aufgelagert sein, die wesentlichen, rein mechanisch wirkenden Kräfte für die Entleerung der Sporangien und Gametangien liefern.

## 2. Spermatozoiden und Spermatien.

Die Samenfäden vieler Algen weichen in ihrem Aufbau nicht nennenswert von den Zoosporen aus den gleichen Verwandtschaftskreisen ab. Sie stellen vielfach nur Miniaturausgaben der letzteren dar und unterscheiden sich dann von den ungeschlechtlichen Schwärmern durch zwei Punkte. Die Kerne pflegen im Verhältnis zum übrigen Zellplasma recht groß zu sein, und außerdem haben die Chromatophoren, die an sich schon recht klein zu werden pflegen, statt der grünen eine gelbliche oder eine sonst von der normalen abweichende Färbung.

Das alles gilt u. a. von den Sphaeropleaceen, den Oedogoniaceen, den Fucaceen, aber nur noch zum Teil von den Volvocinen. Die bekannten langgestreckten Spermatozoiden tragen bei Eudorina ihre Geißeln noch ganz an der Spitze, bei Volvox dagegen sind diese Organe seitlich angeheftet. Strasburger erklärt das durch ein einseitiges Auswachsen des Mundstückes;

er meint, die körnige Masse des letzteren sei seitlich an dem geißeltragenden Kinoplasma vorbeigewachsen und habe dieses damit verschoben. Der Spermakern ist bei Eudorina gerundet und liegt wie immer unter der Mundstelle, bei Volvox dagegen ist er mehr nach vorn vorgeschoben und außerdem stäbchenförmig. Overton und besonders Strasburger sehen in der seitlichen Stellung der Geißeln sowie in der Stäbchenform des Kernes eine Annäherung an die bei Charen, Archegoniaten usw. wahrgenommenen Erscheinungen.

An solche Samenfäden schließen sich dann andere, welche auf Mitnahme von Chromatophoren ganz verzichten und außerdem meistens ihren Kern im Verhältnis zum Plasma noch mehr vergrößern als das bei den vorhin erwähnten schon der Fall war. Zu den chromatophorfreien männlichen Zellen gehören diejenigen der meisten Coleochaeten, die Spermatien der Florideen, die Samenfäden der Vaucherien und der Characeen. Die Spermatozoiden und Spermatien der erstgenannten Gruppen bieten im Bau nichts Auffälliges. Auch die gleichnamigen Körper der Vaucherien weisen trotz der einseitigen Insertion der Geißeln und des relativ großen Zellkernes nicht viel Besonderes auf, dagegen sind die Samenfäden der Characeen so abweichend von allen anderen Algenschwärmern gebaut, daß man schon daraufhin geneigt sein könnte, die ganze Gruppe von den Algen zu trennen.

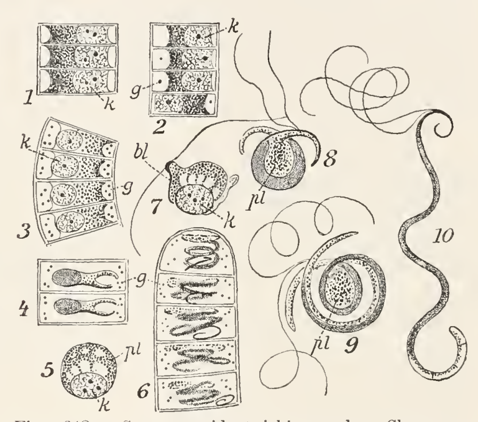


Fig. 648. Spermatozoidentwicklung der Charen n. Belajeff. *1—4* u. *6* Stücke spermatogener Fäden von der Seite. *5, 7—9* spermatogene Zellen im Querschnitt (Wand fehlt). *10* reifes Spermatozoid. *k* Kern, *pl* Plasma, *bl* Blepharoplast, *g* Geißeln.

Die Spermatozoiden der Charen sind seit langer Zeit das Lieblingsobjekt spermatogenetischer Forschung gewesen, doch haben eigentlich erst die Arbeiten von Belajeff, die auch einen geschichtlichen Überblick gewähren, eine wenigstens annähernd endgültige Klärung geschaffen. Seine Befunde wurden im wesentlichen von Strasburger und Meves bestätigt. Mottier gibt einige Abweichungen an. Die älteren Untersuchungen von Goebel (der auch Hofmeister und Schacht würdigt), Strasburger, Guignard u. a. hatten in erster Linie die Kernnatur der Charaspermatozoiden betont, während Schmitz, Zacharias u. a. schärfer als die oben genannten darauf hinwiesen, daß man es mit einer vollständigen Zelle zu tun habe. Letztere Angabe ist tatsächlich richtig. Sowohl das Vorder- wie das Hinterende des Ganzen bestehen ausschließlich aus Plasma (Fig. 648, *9, 10*), das Mittelstück dagegen wird von dem Kern eingenommen, doch auch diesen überzieht eine Plasmahaut, welche speziell auf der Innenseite der Schraubenwindung deutlich erkennbar ist. An dem ziemlich scharf zugespitzen Vorderende stehen die beiden langen Geißeln seitwärts, sie sind einem Streifen von dichtem, völlig homogenem Plasma

eingefügt, den die Autoren als Blepharoplasten auch hier zu bezeichnen pflegen.

Nach Meves würde es sich hier um zwei Blepharoplasten bzw. Centriolen handeln. Der vordere wäre kurz und trüge die beiden Geißeln, der hintere wäre langgestreckt und zöge sich weit nach rückwärts. Durch Färbung machte Meves eine Anzahl von Querstreifen sichtbar, welche sich auf bestimmten Entwicklungsstufen des Spermatozoids deutlich abheben.

Dort, wo die Spermatozoiden nur verkleinerte Zoosporen darstellen, ist ihre Entwicklung natürlich nicht wesentlich verschieden von der Bildung der Schwärmer, wie sie oben geschildert wurde. In den spermatozoidbildenden Ringen der Sphaeroplea z. B. wiederholt sich alles, was wir oben für Chaetomorpha oder Bryopsis usw. beschrieben haben; bei Oedogonium entstehen die Spermatozoiden ebenso wie die großen Zoosporen, und wenn Eudorina oder Volvox sich zur Bildung ihrer Spermatozoidbündel anschicken, so vollziehen sich zunächst in der Mutterzelle Teilungen, als ob Parthenogonidien erstehen sollten. Erst spätere Vorgänge sorgen dafür, daß die entstehenden Zellchen nicht zur Kugel zusammenschließen, sondern zur Spindelform auswachsen. Die hier erwähnten Vorgänge erinnern auch insofern an die vegetative Vermehrung, als Geißeln und Augenfleck der Mutterzelle verloren gehen und nicht auf ein Spermatozoid übertragen werden.

Die Spermatozoidbildung der Fucaceen klingt auch an die Schwärmerentwicklung der niederen Phaeophyceen, ja an die mancher Grünalgen an. Wir haben die Vorgänge im 2. Band (S. 222) geschildert. Mangenot macht neuerdings etwas abweichende Angaben.

Für die Entwicklung völlig farbloser Samenkörper mag Vaucheria als Typus dienen, auch dies wurde schon geschildert (**1**, 423). Alles läuft in dieser Gattung darauf hinaus, auf irgendeinem Wege die Chromatophoren vor dem Eintritt in die Spermatozoiden zu bewahren.

Das gilt nun auch für andere Algen. Mögen auch bei Coleochaete scutata die Spermatozoiden einen Chlorophyllkörper führen, so fehlen solche doch bei allen anderen Arten, und wie wir schon in **1**, 319 schilderten, kommen in die Zellchen, aus welchen die Spermatozoiden hervorgehen sollen, Chromatophoren erst gar nicht hinein.

Nicht wesentlich anders als die Spermatozoiden der Coleochaeten verhalten sich die Spermatien zahlreicher Florideen. Sie entstehen ja meist auch durch Sprossung oder Abschnürung von kugeligen Zellchen und führen in der Regel nur farbloses Plasma. Zwar sind bei Batrachospermen noch Spuren von Chromatophoren gefunden, aber bei den weitaus meisten Formen dürften sie fehlen, und zwar aus demselben Grunde wie bei Coleochaete.

Ein Unterschied von Coleochaete besteht aber natürlich darin, daß die Spermatien gewisser Gattungen zeitweilig zwei Kerne führen. Wir haben deren Bedeutung in **2**, 376 gewürdigt.

Irgendwelche Periplasmareste sind in den Antheridien der Florideen in der Regel nicht nachzuweisen, und wenn die Spermatien wirklich in der Weise austreten, wie Guignard und Falkenberg angeben, d. h. wenn sie ständig von einer Lamelle der Mutterzellwand umschlossen bleiben, ist die Existenz von Periplasma ja überhaupt unmöglich.

Die seltsamen Anhängsel freilich, welche wir oben (**2**, 372) für die Spermatien mancher Corallinaceen beschrieben haben, könnten eventuell als Periplasma aufgefaßt werden, sie werden aus dem spermabildenden Plasma ausgesondert. Auch Delesseria (**2**, 372) verbraucht nicht alles Plasma des Antheridiums für die Spermatien. Allein vorläufig stehen diese Dinge selbst unter den Florideen noch recht isoliert da, deshalb ist ein vollkommenes

Urteil noch nicht zu gewinnen. Das ist auch der Grund, weshalb ich die Frage an dieser Stelle nur ganz kurz berühre.

Aufbau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Characeen (1, 452) stimmt in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen gleichnamiger Organe von Moosen und Farnen, ja von Cycadeen, überein. Die Herausmodellierung von Mund- und Hinterende, die Streckung des Kernes kehrt nicht bloß wieder, sondern überall taucht auch der Blepharoplast in gleicher Funktion auf. Das geht aus den Arbeiten von IKENO, WEBBER, BELAJEFF, STRASBURGER, SHAW und von anderen hinreichend hervor und darüber herrscht auch Übereinstimmung, nur bezüglich der Herkunft des Blepharoplasten ist man nicht einig. Die meisten Autoren, BELAJEFF an der Spitze, glauben, der Blepharoplast sei ein spezifisch entwickeltes resp. umgebildetes Centrosoma (Zentriol nach MEVES), STRASBURGER dagegen und ebenso MOTTIER hielten den Blepharoplasten für ein Organ sui generis, das von den Centrosomen ganz unabhängig sei. Diese Auffassung stand im engsten Zusammenhang mit der anderen, wonach die Blepharoplasten der Characeen, Archegoniaten sich von dem Kinoplasma herleiten, welches die Spitze der Cladophora-Schwärmer usw. krönt. Seitdem man auch bei diesen die Basalkörner an der Basis der Schwärmer nachwies, dürfte diese Hypothese aufzugeben sein (s. a. MEVES).

## 3. Das Ei.

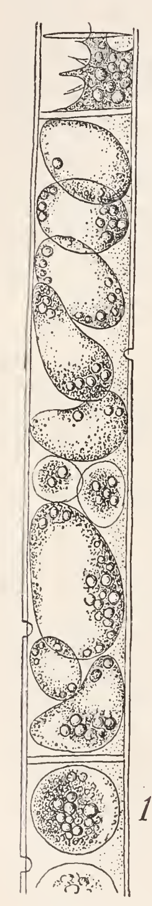
Wie Spermatozoid- und Schwärmerbildungen mancherlei Anklänge aneinander erkennen lassen, so erinnert auch die Eibildung in manchen Algengruppen noch mehrfach an die Entwicklung von Zoosporen und Samenfäden. Das ist ja auch verständlich, da alle diese Organe auf eine gemeinsame Basis zurückgehen dürften.

Hätten die Eier von Sphaeroplea Zilien, so würden sie den weiblichen Gameten von Bryopsis oder Codium fast gleichen, aber auch so ist die Ähnlichkeit noch groß genug, nicht bloß im Aussehen, sondern auch in der Entwicklung.

Die Eibildung beginnt nach COHN und KLEBAHN damit, daß die bekannten grünen Ringe verschwinden, während sich das Plasma zu einer grobschaumigen Masse gestaltet. Zarte Plasmalamellen und Stränge wechseln mit dichteren Massen und in diesen liegen Kerne und Chromatophoren scheinbar unregelmäßig durcheinander — also ähnlich, wie wir das oben bei Bryopsis, Codium usw. beschrieben haben. Nach K. MEYER rücken die festeren Massen zu Klümpchen zusammen, diese aber lösen sich wieder voneinander, und der ganze Inhalt nimmt von neuem die Form eines zarten Schaumes an. Nun durchsetzen (vgl. Hydrodictyon u. a.) zarte Spalten die schaumige Masse (Fig. 649, *2* u. *3*); es entstehen erst unregelmäßige Ballen, welche sich aber später unter Kontraktion abrunden und dann das Ei darstellen (Fig. 649, *1*). So KLEBAHN. MEYERS Angaben weichen ein wenig ab. Gelegentlich bleiben erhebliche Plasmareste übrig, es resultieren auch bisweilen kleine Ballen ohne Kern („kernlose Eier"), ob aber unter allen Umständen Periplasma übrig bleibt, ist unsicher. Die Eier lassen ein helles Vorderende (Empfängnisfleck) und ein chromatophorführendes Hinterende erkennen. Darüber, daß mehrkernige Eier, auch Rieseneier, vorkommen, berichteten wir in **1**, 383.

Die erste Anlage der Oogonien von Coleochaete weicht nicht wesentlich von derjenigen der Zoosporen ab (Fig. 650, *1*), das Chromatophor liegt der Membran seitlich an, später aber streckt sich die Zelle an ihrem Oberende zu einem langen, farblosen Hals, während der Kern in die Mitte und das Chromatophor an das untere Ende des flaschenförmigen Gebildes rückt

(Fig. 650, *2*). Jetzt sieht man auch eine Schleimkappe an der Spitze des Halses (Fig. 650, *3*), und bald darauf hat man Bilder vor sich wie Fig. 650, *4*, d. h. der Hals wurde durch weiteres Aufquellen des Schleimes geöffnet und vielleicht ging auch etwas von dem im Halse befindlichen Plasma mit in das umgebende Wasser. Völlig klare Beobachtungen liegen hier nicht vor. So gut wie sicher aber ist, daß sich der Kern während dieser Zeit nicht verändert,



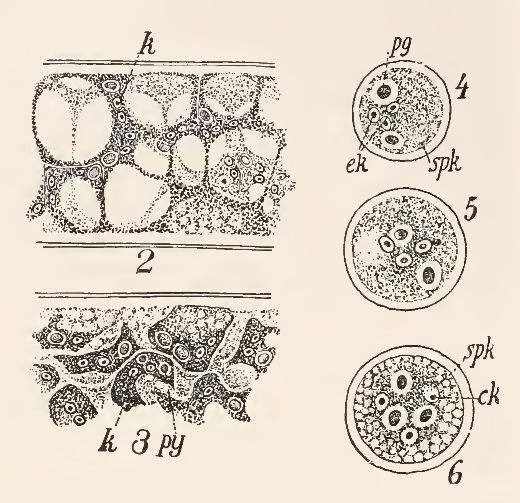




Fig. 649. *Sphaeroplea annulina* n. Cohn und Klebahn. *1* Zelle mit jungen Eiern. *2*, *3* Zellstücke, welche die Zerschneidung des Protoplasten zeigen. *4*—*6* Eier in verschiedenen Stadien der Kernverschmelzung. *k* Kern, *ek* Eikern, *spk* Spermakern, *py* Pyrenoide.

daß also hier nichts vorhanden ist, was mit der Ausscheidung einer kompletten Zelle im entferntesten könnte verglichen werden.

In etwas anderem Sinne als bei Sphaeroplea haben auch bei den Oedogoniaceen Eibildung und Schwärmerentwicklung Ähnlichkeiten miteinander. Klebahn studierte die Reifung des Eies von Oed. Boscii. Nach ihm rückt der Kern etwas an die Seite und gegen das obere Ende des zukünftigen Oogons (Fig. 651, *1*). Vor ihm sammelt sich etwas farbloses Plasma, und vor diesem wiederum wölbt sich eine kleine Partie der Membran papillenartig vor. Zwischen der Papille, welche bald an ihrem Scheitel einreißt, und dem Kern entsteht eine weiche Zelluloselamelle (Fig. 651, *2l*). Jetzt zieht sich das Ei unter Kontraktion und Abrundung von der Membran zurück. Die Papille verschleimt unter Rückbiegung ihrer Ränder, ihr folgt die weiter nach innen liegende Lamelle (Fig. 651, *3*), und damit ist dann das Oogon geöffnet. Der Kern war schon vorher in die Mitte des Eies gewandert, ganz wie bei der Zoosporenbildung. Die vorhin erwähnte helle Stelle bleibt als Empfängnisfleck bestehen.

Viele Oedogonien und Bulbochaeten verhalten sich, wie wir schon 1, 337 erwähnten, bezüglich des Öffnungsmechanismus ein wenig anders, und wenn ich denjenigen des Oedogonium Boscii hier nochmals ausführlicher erwähnte, so geschah es, um zu zeigen, daß die alte Vermutung unrichtig sei, wonach bei der Oogonienöffnung unserer Algen Plasma ausgeschieden werde. Das ist hier sicher nicht der Fall, und wenn eine solche bei Oed. diplandrum, wie JURANYI angibt, wirklich stattfinden sollte (was noch nicht sicher ist), so würde auch hier von einer Abgabe von Kernsubstanz nicht die Rede sein können.

Bei den Oedogonien setzt aber noch eine andere Erscheinung ein, die nicht ohne Interesse ist, das ist die Bildung der sogenannten Stützzellen.

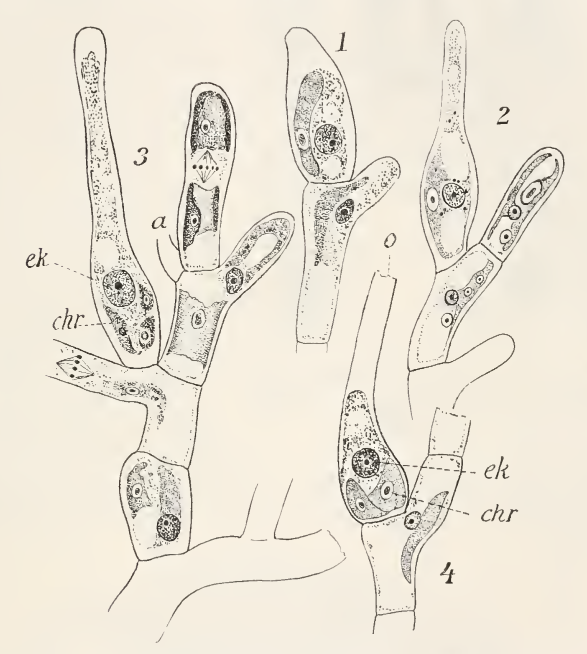



Fig. 650. *Coleochaete pulvinata* n. OLTMANNS. Oogonien in verschiedenen Entwicklungsstadien. *a* Antheridium (leer). *o* Öffnung des Oogoniums. *ek* Eikern. *chr* Chromatophor.

Wir schilderten schon (1, 337), daß die Oogoniummutterzelle noch eine Querteilung erfährt. Die obere Zelle bildet das Ei, die untere ist die Stützzelle. Häufig gleicht sie einer gewöhnlichen vegetativen Zelle, ja sie kann auch in gewissen Fällen zu einem Oogonium werden, häufig aber (Fig. 651, *3 st*) erscheint sie inhaltsarm und fast farblos. In diesen Fällen ist schon die Zellteilung eine ungleiche, die Kerne weisen unmittelbar nach vollzogener Mitose Größendifferenzen auf. Wir kommen auf diesen Vorgang zurück.

Die Eibildung in der Familie der Fucaceen wurde im 2. Bande eingehend behandelt, deshalb braucht hier nur an jene Darstellung erinnert zu

werden. Überall findet eine Reduktionsverteilung in dem Augenblick statt, in welchem das Oogonium von seinem Stiel abgegliedert wird. Alsdann bilden sich in ihm acht Kerne, und diese werden entweder alle zu Eikernen oder ein Teil von ihnen degeneriert und wird beseitigt.

Eine Ausstoßung von sehr zahlreichen Kernen findet auch bei Vaucheria statt (1, 425), die Formalitäten, unter welchen das geschieht, sind ganz andere als bei Fucus, aber es läuft doch alles darauf hinaus, dem fertig gebildeten Ei nur einen Kern zu geben.

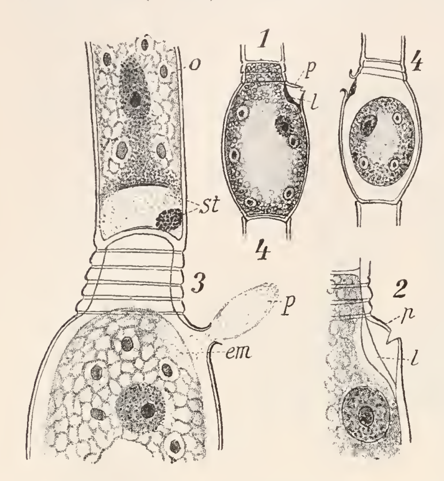



Fig. 651. *Oedogonium Boscii* n. Klebahn. Verschiedene Stufen der Eibildung. *o* Oogoniumanlage. *st* Stützzelle. *em* Empfängnisfleck. *p* Papille. *l* Lamelle aus Zellstoff.

Bei den Florideen liegen in dem weiblichen Apparat zeitweilig zwei Kerne; wir haben (2, 375) gesagt, daß der eine von ihnen, der Trichogynen-Kern, zugrunde geht, während der untere, der Carpogon-Kern, den Eikern darstellt.

Nachdem die Eibildung der Algen an ein paar besser studierten Beispielen klargelegt wurde, soll jetzt der Versuch gemacht werden, einige allgemeinere Gesichtspunkte herauszuheben.

Im Vordergrund steht die Frage, ob es bei den Algen Bildungen gebe, welche den Richtungskörpern der tierischen Eier entsprechen. Es sei an folgendes erinnert: Der Eikern rückt an die Peripherie des Eies, teilt sich mitotisch, und die eine Hälfte tritt, umgeben von etwas Plasma, aus dem Ei heraus, das ist das erste Richtungskörperchen; ihm folgt ein zweites in ganz ähnlicher Weise, während das erste in zwei Hälften

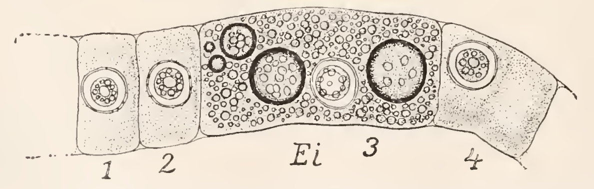



Fig. 652. *Sida cristallina* (*Daphnide*). Ein Stück des Eierstockes mit einer der Vierzellengruppen, von welchen *1*, *2*, *4* Nährzellen sind, nur *3* zum Ei wird (n. Weismann).

zerfällt. Mit diesen Teilungen, das ist jetzt allbekannt, verbindet sich eine Reduktion der Chromosomenzahlen, und das ist fast für das ganze Tierreich charakteristisch.

Solchen Richtungskörpern habe ich in meiner Bearbeitung einiger Fucaceen die ausgeschiedenen Zellchen von Ascophyllum, Pelvetia, Himanthalia usw. an die Seite gestellt, und meine Auffassung hat vielfach Zustimmung

gefunden. Allein schon in der ersten Auflage trug ich einige Bedenken vor. Besonders ist zu berücksichtigen, daß bei den Fucaceen die Zellchen nicht sukzedan unter Mitose abgegliedert, daß vielmehr die bereits fertigen Kerne resp. Zellen nachträglich beseitigt werden.

Dieser Vorgang erinnert aber weitgehend an Vorgänge bei Crustaceen, Insekten, Wirbeltieren usw. Bei vielen Vertretern dieser Gruppen werden zahlreiche Eizellen angelegt, aber nur wenige entwickeln sich zu funktionsfähigen Eiern, der Rest wird zu anderen Zwecken verwandt. Bei Daphniden z. B. wird, wie ich WEISMANNS Vorlesungen entnehme, von vier angelegten Keimzellen nur eine zum Ei (Fig. 652), die übrigen werden zu Nährzellen verwandt, welche als Hülle das wachsende Ei umgeben. Ich weise außerdem auf KORSCHELT hin, welcher diese Verhältnisse ausführlich schildert. Ich entnehme dem Handwörterbuch d. N. die beiden Fig. 653 und 654. Aus diesen geht hervor, daß bei der Annelide Tomopteris Gruppen von acht Zellen gebildet werden, deren jede die Anlage eines Eies darstellt. Aber nur eine von diesen bildet sich zum befruchtungsreifen Ei aus, während die anderen zu Nährzellen werden. In Fig. 654 möchte man gar glauben, daß die Natur die Vorgänge bei den Fucaceen kopiert habe. Es werden bei Apus über die Oberfläche des Ovariums kugelige Follikel vorgewölbt, diese teilen sich in vier Eianlagen, drei davon gehen zugrunde, eine wird weiter entwickelt und befruchtet.

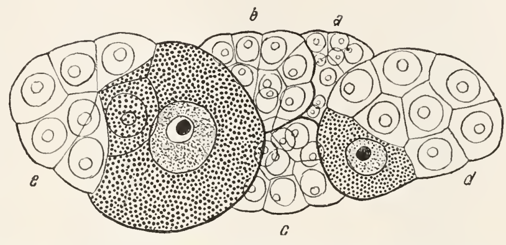



Fig. 653. Ovarium eines Anneliden (*Tomopteris elegans*) mit den Keimfächern *a—e*. Nach CHUN.

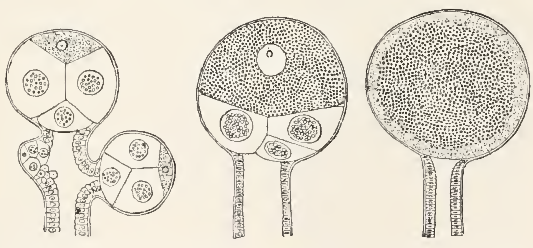


Fig. 654. Eifollikel mit den 3 Nährzellen von *Apus cancriformis* in verschiedenen Stadien der Ausbildung. Nach H. LUDWIG.

Es ist kaum zweifelhaft, daß die reduzierten Eier von vielen Fucaceen jenen Nährzellen entsprechen, und daß man demnach das Ei von Himanthalia z. B. mit dem Ei eines Vogels vergleichen dürfe. In beiden Fällen hat die Eizelle sich auf Kosten ihrer Schwesterzellen ungemein vergrößert. Damit wäre gesagt, daß den Fucaceen echte Richtungskörper nicht zukommen; ein anderer Standpunkt ist heute auch kaum zu verteidigen, wo man weiß, daß in dieser Familie die Reduktionsteilung der Kerne im Entwicklungsgange an eine Stelle verlegt ist, die mit derjenigen der Tiere nicht übereinstimmt.

Auf Grund des hierdurch gewonnenen Standpunktes erklären sich auch leicht die Stützzellen der Oedogonien. KLEBAHN hatte die Frage ventiliert, ob sie den Richtungskörpern gleich zu stellen seien, und diese Frage ist ja

auch diskutabel, denn es ist kaum ein Zweifel, daß die Stützzellen als Schwestern der Eizellen diesen morphologisch gleichwertig sind; können sie doch bei einigen Arten direkt zu Eiern werden. Ich würde es aber doch vorziehen, sie den Nährzellen der Tiere zu homologisieren, und das um so mehr, als auch die äußere Ähnlichkeit, wie ein Vergleich der Bilder lehrt, eine außerordentlich große ist. Zudem ist es im hohen Grade wahrscheinlich, daß bei der Bildung der Stützzellen keine Reduktion der Chromosomenzahl einsetzt.

Und endlich die Vaucherien. Die Oogonien dieser Gattung gehen phylogenetisch doch sicher auf Gametangien zurück, welche zahlreiche Gameten produzierten; die Anlage derselben ist auch noch in den massenhaften Kernen gegeben, welche das junge Oogon bevölkern, später aber gewinnt eine Keimanlage die Oberhand, und alle übrigen müssen weichen. Ganz ähnliche Vorgänge spielen sich ja bei Peronosporeen ab, und auch hier könnte man darauf hinweisen, daß die Natur den größeren Teil der Keimzellen opfere, um eine Minderzahl von ihnen um so reicher ausstatten zu können. In dieser Verminderung der Zahl und der Vergrößerung des einzelnen Eies liegt natürlich ein Fortschritt, und man ist ja auch bei den Algen niemals darüber im Zweifel gewesen, daß Formen mit einem Ei im Oogon zu den höchstentwickelten zu zählen seien.

Wie die Befunde in der Trichogyne der Florideen zu deuten seien, lasse ich hier dahingestellt und verweise auf Band 2. Es ist sicher, daß der Kern der Trichogyne keineswegs einer Reduktionsteilung sein Dasein verdankt, und damit fällt wieder der Vergleich mit den Richtungskörpern.

Sind alle vorerwähnten Fälle damit im verneinenden Sinn erledigt, so braucht kaum noch erwähnt zu werden, daß überall dort, wo helle Massen aus dem Oogon entleert werden, die keinen Kern enthalten, von jenem Vergleich überhaupt keine Rede sein kann. Die von den Vaucherien ausgestoßenen Plasmakügelchen, die bei den Oedogonien vortretenden Schleimmassen und so manches andere sind nur für den Öffnungsmechanismus der Eibehälter gebildet, damit ist aber auch ihre Aufgabe erledigt.

Bei Sphaeroplea, Volvox, Eudorina, Coleochaete u. a. ist bei der Öffnung der Oogonien eine Ausscheidung irgendwelcher Substanz nicht bemerkt worden, wenn aber, wie ich fast vermute, doch irgend etwas derartiges Platz greift, ist die Sache wenig umfangreich und theoretisch ohne Bedeutung. Ebensowenig ist von dem hier vertretenen Gesichtspunkt aus besonderer Wert auf die periplasmatischen Fetzen zu legen, welche bei der Bildung von Gameten in deren Mutterzellen bei Ulothrix, Protosiphon, Hydrodictyon, Codium, Bryopsis, auch bei Fucaceen usw. übrig bleiben, sie fehlen ohnehin bei Ectocarpus u. a.

Zusammenfassend können wir sagen, daß uns keine Alge bekannt ist, bei welcher die Eireife bzw. die Funktionsfähigkeit der Gameten durch eine mit Reduktionsteilung verbundene Abgliederung charakteristischer Zellchen verknüpft ist, und so gewinnen wir einen einheitlichen Standpunkt für die ganze große Gruppe. Dieser erscheint freilich gefährdet durch die Vorgänge bei den Diatomeen und den Konjugaten. Hier werden zwar keine Zellchen mit reduzierter Chromosomenzahl nach außen hin abgegliedert, aber es vollziehen sich bei Diatomeen kurz vor der Kopulation Reduktionsteilungen der Kerne in den Gameten, und bei den Konjugaten folgt auf die Befruchtung unmittelbar eine Reduktionsteilung in der Zygote. Der letztgenannte Fall könnte denjenigen Vorgängen bei Tieren an die Seite gestellt werden, in welchen die Richtungskörper nachträglich, d. h. nach Eindringen des Spermatozoides in das Ei gebildet werden.

Allein die Vorgänge sind wohl viel einfacherer Natur. Die niedersten Konjugaten, die Mesotaenien (**1**, 84), bilden vier Keimlinge in einer Zygote, die Desmidiaceen liefern deren nur zwei, zwei Kerne werden reduziert (**1**, 125); die Zygnemaceen benutzen nur einen Kern für den einen Keimling und lassen deren drei eingehen (**1**, 103). Es werden nur die noch überlebenden Kerne

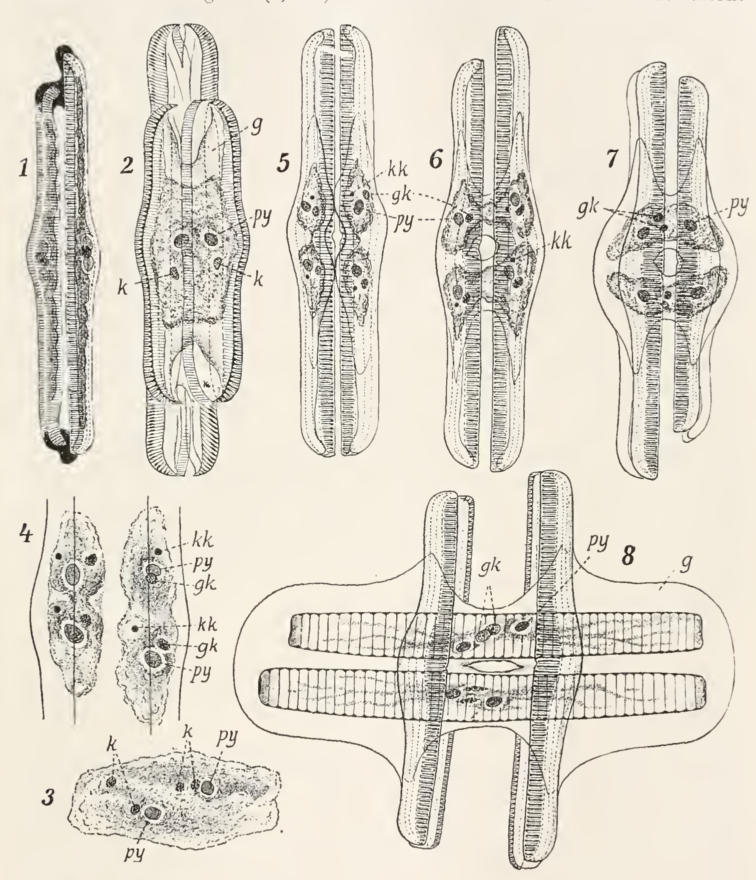



Fig. 655. Kopulation von *Rhopalodia* n. KLEBAHN. *k* Kern. *kk* Kleinkern. *gk* Großkern. *py* Pyrenoid. *g* Gallerte. Die Zellenpaare sind von der Schalenseite betrachtet, nur in Nr. *2* sieht man auf die Gürtelbandseite der kleineren Zelle. Nr. *3* entspricht der Nr. *2*, ist nur wegen Platzmangel um 90° gedreht.

der unterdrückten Keimlinge beseitigt. Wenn das aber bei der einen Familie geschieht, bei der anderen unterbleibt, so können die Vorgänge für die Physiologie der Befruchtung keine wesentliche Bedeutung haben.

Vielleicht etwas schwieriger liegen die Dinge bei den Diatomeen. Ich erinnere unter Hinweis auf die frühere eingehende Darstellung daran (Fig. 655),

daß jede Zelle von Rhopaladia zwei Gameten bildet, und daß in jedem der letzteren sich ein Großkern und ein Kleinkern befindet. Die Großkerne kopulieren, die Kleinkerne gehen zugrunde. Bei Surirella entsteht in jeder Zelle nur ein Gamet, aber es werden doch vier Kerne gebildet, von welchen drei zugrunde gehen, während einer als Kern der verschmelzenden Zellen erhalten bleibt. Für diesen Fall ist sichergestellt, daß bei der ersten Teilung der Mutterzelle, welche den Gameten liefert, eine Reduktion der Chromosomenzahlen erfolgt, für Rhopaladia u. a. ist das im hohen Maße wahrscheinlich. Die Reduktionsteilung liegt also wieder nicht genau an der gleichen Stelle. Außerdem wissen wir, daß Achnanthes subsessilis (1, 164) zwar zwei Gameten in einer Zelle bildet, daß aber Kleinkerne bislang wenigstens nicht zur Beobachtung kamen. So gilt einstweilen hier dasselbe, was wir oben bezüglich der Konjugaten sagten: für die Funktion der Gameten ist die Ausscheidung von Plasma mit Kernen bedeutungslos.

In der ersten Auflage meines Buches hatte ich die Frage nach den Richtungskörpern noch etwas ausführlicher behandelt, man war damals auf einer gewissen Jagd nach solchen; es schien nötig, darzutun, daß lange nicht alle reduzierten Ei- und Keimzellen Richtungskörper sein müssen und daß noch weniger alle Ausscheidungen aus den Oogonien als solche dürfen angesprochen werden. Damit ging nun freilich die Übereinstimmung zwischen Tieren und Pflanzen in einem von manchen gewünschten Sinne verloren. Aber schon damals waren die Anzeichen dafür vorhanden, daß die gesuchte Übereinstimmung in den beiden Reichen an einer anderen Stelle liege. Sie ist gegeben in der Reduktion der Chromosomenzahlen. Diese dürfte durch das ganze Reich der Organismen gegeben sein, soweit ein Sexualakt vorliegt, und die Untersuchungen gerade der Algen haben in den letzten Jahrzehnten ein reiches Material zutage gefördert. Dieses behandeln wir in einem späteren Kapitel; wollen aber nicht verfehlen, schon hier zu betonen: Die Reduktion ist im Entwicklungsgang der Pflanzen an ganz verschiedene Stellen gelegt und nicht mit der Eireifung in der Weise verknüpft wie bei den Tieren.

## 4. Die Befruchtung.

Für die Befruchtung bei den Algen gelten im Prinzip dieselben Regeln und Gesetze, welche für höhere Pflanzen bekannt geworden sind. Zunächst ist Fremdbestäubung bzw. Fremdbefruchtung an der Tagesordnung. Wie Moose, Farne und viele Samenpflanzen erreichen auch zahlreiche Algen das durch Diözie oder, um Blakeslees Ausdruck zu gebrauchen, durch Heterothallie. Ich nenne die Mehrzahl der Florideen, Siphoneen, Ectocarpeen, Fucaceen usw. Das sind heterogame Formen, aber dasselbe gilt auch für isogame Algen. Das klarste Beispiel bietet uns Dasycladus. Zumal durch Berthold wissen wir, daß die von einem Individuum stammenden Gameten niemals miteinander kopulieren; es müssen immer die Produkte zweier Stöcke zusammengebracht werden, und auch das gilt nicht beliebig, sondern es ist nötig, ein Paar auszusuchen, das zusammenpaßt. Äußerlich sind die beiden Paarlinge nicht unterscheidbar, aber es ist ganz deutlich, daß hier dieselben Verhältnisse obwalten müssen wie bei den von Blakeslee studierten Mucorineen; es müssen +- und —-Individuen zugegen sein. Wie nun bei Phycomyces nach Burgeff die Scheidung in Plus- und Minus-Pflanzen durch die Reduktionsteilung bewirkt wird, so nimmt Kniep, der diese Dinge anläßlich der durchaus ähnlichen Befunde bei Ustilago näher präzisierte, auch für Dasycladus an, daß die unterschiedlichen Individuen bereits durch

die Reduktionsteilung in der keimenden Zygote festgelegt werden. Das würde ja auch mit den Erfahrungen an diözischen Moosen übereinstimmen, bei welchen im ersten Teilungsschritt der Sporenmutterzelle das Geschlecht der aus den Sporen später erwachsenden Pflanzen festgelegt wird.

Wo in der Literatur die Bemerkung wiederkehrt, daß Isogameten nur dann kopulieren, wenn sie von verschiedenen Pflanzen stammen, mag man bis zur Klärung durch das Experiment annehmen, daß es sich wie bei Phycomyces um Heterothallie handle. Solche wird z. B. bei Ectocarpus-Arten gegeben sein. Allein bei gewissen Formen geben schon die neutralen Sporangien neue Rätsel auf, zudem bezeichnet KUCKUCK Ect. siliculosus als monözisch. Dies Prädikat kommt auch Vaucheria, Chara, Giffordia, Nemalion, gewissen Fucus-Arten usw. zu. Proterandrie bzw. Protogynie könnte hier dasselbe bewirken wie die Diözie, z. B. bei Fucus platycarpus u. a., aber erwiesen ist das nicht, und in anderen Fällen ist eine solche durch unzweideutige Beobachtungen ausgeschlossen.

ERNST hat für verschiedene monözische Chara-Arten gefunden, daß sich die Befruchtung glatt vollzieht, wenn man ein einziges Exemplar in kleinen Gefäßen isoliert. Bei Vaucheria kann man direkt sehen, daß benachbarte Geschlechtsorgane sich befruchten. Bei den Spirogyren des Rhynchonema-Typus ist das ähnlich. Damit ist aber nicht gesagt, daß Schwesterzellen die Vereinigung eingehen. TRÖNDLE hat zuerst gezeigt, daß die kopulierenden „Rhynchonemazellen" in einem entfernteren Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen, und HEMLEBEN hat das neuerdings noch mehr präzisiert. Diese Fäden sind also monözisch. CUNNINGHAM glaubt auch unter den leiterförmig kopulierenden Spirogyren monözische Arten gefunden zu haben; derselbe Faden sei bald aufnehmend, bald abgebend. HEMLEBEN sucht dafür eine andere Deutung, und aus seinen Darlegungen geht sicher hervor, daß die Mehrzahl der leiterförmig konjugierenden Spirogyren diözisch sei.

Ulothrix vereinigt im Geschlechtsakt Gameten, welche aus verschiedenen Zellen desselben Fadens stammen, so gibt es wenigstens DODEL an. Die Sache könnte hier also ganz ähnlich liegen wie bei Spirogyra. Stephanosphaera würde sich nach HIERONYMUS anschließen. Anders dagegen verhalten sich nach demselben Forscher Gonium und Chlorogonium, ferner nach KLEBS Phyllobium und Hydrodictyon. Sie alle lassen Gameten aus der gleichen Mutterzelle mit Erfolg zusammentreten.

Wir wissen über die Kernteilungsvorgänge in all diesen Gametangien nicht genug, um sagen zu können, ob es in den letztgenannten Fällen wirklich Schwesterzellen bzw. Schwesterkerne sind, die sich vereinigen; es könnte doch auch gleich beim ersten Teilungsschritt in den Gametangien ein Kern für die +- und ein anderer für die —-Gameten bestimmt werden. Das freilich steht fest; mit der Reduktionsteilung haben (s. KNIEP) die Vorgänge nichts zu tun, es muß sich um Vorgänge an haploiden Kernen und an dem zu ihnen gehörigen Protoplasma handeln.

Sicher erwiesen ist eine Vereinigung von Schwesterkernen in einigen wenigen Fällen, z. B. haben wir (1, 164) Diatomeen kennen gelernt, bei welchen die Kerne einer Zelle sich teilen, um gleich wieder zu verschmelzen. Ob das noch ein normaler Sexualakt sei oder vielmehr nur ein unvollkommener Ersatz für den verloren gegangenen, ist augenblicklich kaum zu sagen. Auch diese Frage ist der Erörterung wert.

Das Öffnen und Schließen der Blüten zu bestimmten Tageszeiten wiederholt sich bei den Algen insofern, als die Öffnung der Gametangien, Oogonien und Antheridien keineswegs regellos erfolgt, vielmehr öffnen sich

die reifen Sexualorgane derselben Spezies — natürlich am gleichen Orte — alle gleichzeitig. Auch dafür bietet Dasycladus ein hübsches Beispiel. Alle Gametangien eines Individuums reifen gleichzeitig; und als ich einmal 20 bis 30 reife Pflänzchen dieser Algen in ebenso vielen Kulturgefäßen isoliert hatte, färbte sich in allen diesen wie auf Befehl das Wasser binnen einer Viertelstunde intensiv grün. Alle Schwärmer waren fast gleichzeitig aus den Mutterzellen ausgetreten.

Ähnliche Erscheinungen kann man mutatis mutandis bei Bryopsis, Codium, Ectocarpus, Fucaceen, Cladophora, Ulothrix, Monostroma, Vaucheria usw. wahrnehmen. Auf ihnen beruht u. a. das rasche Ansammeln von Gameten an den Rändern der Kulturgefäße.

Die Zeit der Massenentleerung von Gametangien, Antheridien usw. ist natürlich bei den verschiedenen Arten verschieden. Besonders bevorzugt scheint der Tagesanbruch zu sein, so öffneten sich mir die Gametangien von Bryopsis in Neapel meistens zwischen 5 und 6 Uhr (im April). Famintzin gibt ähnliches für Valonia, Schiller für Ulva an, Dodel beobachtete an Ulothrix, die sich im Freien befanden, Klebs an Chlorochytrium, Hieronymus an Stephanosphaera ungefähr die gleichen Zeiten, analoges scheint mir für Monostroma u. a. zu gelten.

Yamanouchi sah den Austritt der Gameten von Cutleria und Zanardinia zwischen 5 und 8 Uhr früh; ich fand im März und April ähnliche Zeiten für Ectocarpus bei Neapel; Kuckuck dagegen gibt für Helgoland die Entleerung der Gameten von Ectocarpus siliculosus um 12—2 Uhr an. In dieser Zeit erreicht der Vorgang seinen Höhepunkt. Dem schließt sich Dasycladus an. Er entleert seine Gametangien im Herbst nachmittags um $4\frac{1}{2}$ Uhr. Diese beiden Fälle sind die einzigen mir bekannten, in welchen die hellsten mittleren Tageszeiten gewählt werden.

Sexualorgane, die in der Abenddämmerung geöffnet würden, sind mir nicht bekannt, dagegen manche, welche dazu die Nacht wählen. So wird für die Vereinigung der Gameten von Spirogyra communis der Abend zwischen 10 und 11 Uhr angegeben, für die von Haematococcus 11 Uhr (Blochmann), ich selbst sah die Schwärmer von Codium elongatum im September bis Oktober regelmäßig zwischen 12 und 1 Uhr nachts austreten, und beobachtete fernerhin bei Vaucherien (sessilis, aversa) die Befruchtung zwischen 2 und 4 Uhr morgens. Wollenweber sah sie bei Haematococcus zwischen 12 und 4 Uhr nachts. Danach wäre es wohl möglich, nach berühmten Mustern eine Algenuhr als Spielzeug zusammenzustellen. Für die hellsten Tagesstunden hätte freilich wohl die Auswahl der Objekte ihre Schwierigkeit.

Unter den erwähnten Formen sind manche außerordentlich pünktlich, so notierte ich für Dasycladus immer 4 Uhr 20—4 Uhr 40 als Öffnungszeit, mochte sich derselbe auf den Trümmern Bajaes im Golf von Pozzuoli befinden oder losgelöst im Neapler Aquarium treiben; Codium hielt ziemlich genau die Zeit von 12 Uhr 20—12 Uhr 40 inne usw.; andere Gattungen dagegen sind unregelmäßiger, z. B. bei Vaucheria dehnt sich die Öffnungszeit verschiedener Sexualorgane über einen Raum von fast 2 Stunden aus.

Über die Ursachen, welche das Öffnen der Behälter zu bestimmter Zeit herbeiführen, liegen bestimmte Untersuchungen nicht vor. Gelegentliche Beobachtungen aber deuten darauf hin, daß die Vorgänge von außen, vielfach durch den Wechsel von Licht und Dunkel, induziert werden; gelingt es doch z. B. ohne weiteres, den Austritt der Gameten von Ectocarpus oder von Bryopsis durch Verdunkelung am Morgen zu verzögern. Trübes Wetter hält nach Schiller die Gameten der Ulva bis 2 Uhr mittags in ihren Behältern zurück. Auch bei Cystosira wirkt nach Peirce und Randolph das Licht

auf die Entleerung der Oogonien und Antheridien, was Nienburg allerdings für Fucus auch im untergetauchten Zustand bestreitet. Man darf indes nicht allein an sofortige Wirkungen des einen oder anderen Agens denken, sondern an den täglich wiederkehrenden Wechsel der Temperatur, der Beleuchtung usw.; dieser dürfte es sein, welcher von langer Hand her den Öffnungsprozeß vorbereitet. Nur so scheint mir die relativ große Konstanz der Schwärmzeiten, z. B. bei Dasycladus, verständlich zu sein und ebenso die Tatsache, daß bei dieser Pflanze mäßige Verdunkelung am entscheidenden Tage den Gang der Ereignisse nicht hemmt.

Natürlich muß nicht bei allen Sexualorganen Licht oder Temperatur die Öffnung auslösen oder vorbereiten, es können beliebige andere Faktoren hemmend oder fördernd eingreifen. Wenn z. B. durch Übertragen aus fließendem in ruhendes Wasser oder durch Übergießen feucht gehaltener Kulturen mit Wasser Gametenbildung ausgelöst wird, so dürfte dabei von einer konstanten Beziehung zu bestimmten Tageszeiten vielfach nicht mehr die Rede sein, und ebenso fällt eine solche fort bei den Fucaceen, von denen wir berichteten. Wir erwähnten dort auf Grund alter Beobachtungen, daß Oogonien und Antheridien in großen Mengen austreten, wenn die Pflanzen bei Ebbe bloßliegen

Schon in allen diesen Fällen tritt ein Rhythmus zutage; noch viel auffälliger wird ein solcher bei Dictyota. Williams, Hoyt, Lewis studierten diese Pflanze. An den Küsten Großbritanniens werden die Oogonien und Antheridien in Mengen zur Zeit der Springfluten entleert, sie beginnen ihre Entwicklung etwa 14 Tage vorher zur Zeit der Nipptiden. Die Forscher unterscheiden danach mit Recht die Zeiten der Vorbereitung von den Zeiten der Entleerung. Diese pflegt übrigens nicht genau mit der höchsten Springtide zusammen zu fallen, sondern liegt meistens um einige Tage später. An den amerikanischen Küsten sah Hoyt die Entleerung nur einmal im Monat, im übrigen aber in gleicher Weise wie in England. Bei Neapel fand Lewis wieder eine 14tägige Periode, die Entleerung vollzog sich jeweils 2 bis 3 Tage nach der niedrigsten Ebbe. Dasselbe Verhalten zeigte im wesentlichen Nemoderma tingitana (Kuckuck) an den Küsten von Marokko. Tahara verfolgte in Japan den Austritt der Sexualorgane bei Sargassum. Sie werden ebenfalls in 14tägigen Perioden jeweils nach der höchsten Springtide aus ihren Behältern entlassen. Die einzelnen Arten unterscheiden sich ein wenig in der Zeit, welche von dem Höhepunkt der Springtide bis zur Entleerung vergeht.

Halicystis zeigt bei Helgoland ebenfalls eine rhythmische Entleerung der Fortpflanzungszellen, die Zeiten sind aber nach Kuckucks Angaben unabhängig von der Außenwelt, das dürfte auch bei anderen Algen zutreffen. Berücksichtigt man, daß Dictyota ihren Rhythmus beibehält, auch wenn sie in der Kultur dem Wechsel der Gezeiten völlig entrückt ist, so wird man wohl mit Lewis sagen müssen, daß die Periodizität durch die Außenwelt bedingt sei, daß sie aber — einmal induziert — außerordentlich fest haftet. Das gilt allerdings zunächst kaum für Halicystis. Aber es konnten bislang auch in keinem Fall die Ursachen der Periodizität im einzelnen festgestellt werden.

In allen Fällen, die wir hier besprechen, bleibt aber eines sicher, mag man die Ursachen der periodischen Entleerung kennen oder nicht, das ist die gleichzeitige Befreiung zahlloser Sexualzellen aus ihrer Hülle resp. die gleichzeitige Öffnung der sie bergenden Behälter.

Die biologische Bedeutung, welche einem solchen Prozeß zukommt, dürfte ziemlich klar aus einem Vergleiche mit den Windblütern hervorgehen.

Wie bei diesen Wolken von Pollenkörnern, vom Winde getrieben, die Bestäubung sichern, so sorgen bei den Algen Wolken von Gameten oder Spermatozoiden, welche Strömung oder Eigenbewegung fortführt, dafür, daß auch die Individuen sich treffen, welche zu einer erfolgreichen Vereinigung befähigt sind. Die Wahrscheinlichkeit, daß wenige isolierte Gameten sich im weiten Meer begegnen, ist schon wegen der Strömungen nicht sehr groß.

Die Wolkenbildung ist natürlich nicht das einzige Mittel, um die Begegnung der Gameten zu sichern, vielfach kommt noch die Phototaxis hinzu, welche in der Lage sein dürfte, auch aus weiteren Distanzen die Sexualzellen zusammenzuführen. Ich schließe das aus folgendem: Bei ruhiger See fand ich am frühen Morgen einige Male die Oberfläche in der Nähe des Landes grünlich gefärbt durch zahlreiche Schwärmer resp. Gameten der Ulva, Enteromorpha, Monostroma u. a., welche selbst auf dem Grunde wuchsen. Die Zellchen waren nach einigen Stunden verschwunden. Man kann wohl annehmen, daß die Gameten durch das Licht an die Oberfläche gelockt werden, hier kopulieren und später zu Boden sinken. Es ist das im großen dasselbe, wie die Ansammlung der Gameten am Tropfenrande in der feuchten Kammer.

Die eben erwähnten Hilfsmittel für die Vereinigung der Gameten sind, was nicht überraschen wird, nicht bei allen Algen vorhanden, z. B. ist ein Massenaustritt der Sexualorgane bei den ständig untergetaucht lebenden Fucaceen wie Cystosira usw., sowie bei Fucus-Arten, deren Standorte nicht dem Wechsel der Gezeiten unterworfen sind, meines Wissens nie beobachtet. Trotzdem findet man natürlich Keimpflanzen neben den alten Büschen und ist dann geneigt, nach spezifischen Vorkehrungen zu suchen, welche in diesem Falle die Annäherung der Sexualzellen befördern möchten. Tatsächlich finden sich solche. Bei Sargassum und Cystosira werden die Sexualorgane in größerer Zahl aus der Mündung der Konzeptakeln herausgeschoben, sammeln sich an dieser fast wie Laich, durch Schleim aus dem Mesochiton zusammengehalten, um erst später vollkommen frei zu werden.

Eine Massenproduktion zu gleicher Zeit bleibt freilich aus und so erklärt es sich vielleicht, daß an den Nordseeküsten oft unglaubliche Mengen von Fucuskeimlingen vorkommen, während solche in der Ostsee (wo die Mutterpflanzen fast niemals emportauchen) sehr spärlich sind.

Für die Florideen ist eine periodische Entleerung der Antheridien und Antheridienstände nicht nachgewiesen, und doch haften die Spermatien reichlich an den Trichogynen. Man kann sich wohl vorstellen, daß die „Bestäubung" bei relativ ruhigem Wasser erfolgt, und daß die schwebefähigen Spermatien durch schwache Strömungen an die Trichogynen getrieben werden, an welchen sie vermöge eines Schleimüberzuges hängen bleiben. Die Konsequenzen, welche sich in diesen wie in anderen Fällen aus einem Massenvorkommen der Individuen auf der einen, aus einer Isolierung auf der anderen Seite ergeben, brauche ich kaum auszumalen.

Auch mit den letzterwähnten sind die Hilfsmittel der Algen, welche auf eine Zusammenführung ungleichnamiger Sexualzellen abzielen, nicht erschöpft. Ich erinnere nur daran, daß die Oedogoniaceen sich in den Zwergmännchen offenbar ein ganz spezifisches Mittel geschaffen haben, um die Antheridien in die Nähe der Oogonien zu bringen, allein es kann resp. muß wohl von einer weiteren Besprechung abgesehen werden, weil diese Fragen in den meisten Arbeiten nur nebensächlich behandelt sind. Ich bin überzeugt, daß eine erneute Prüfung noch mehr der einheitlichen Gesichtspunkte zutage fördern würde.

Unser obiger Bericht gab die Mittel an, welche die Sexualzellen der Algen aus relativ weiter Ferne zusammenzuführen, imstande sind. Hat aber einmal eine gewisse Annäherung stattgefunden, dann darf man annehmen, daß auch die Chemotaxis noch fördernd eingreift und mit für eine endgültige Berührung sorgt. Diese Vermutung ist zwar nirgends exakt bewiesen, aber die Ähnlichkeit der das Ei von Ectocarpus oder von Fucus umwimmelnden Spermatozoidmassen mit denjenigen der Farne oder mit den Bakterien, welche in Pfeffers bekannten Versuchen in das Kapillarrohr stürmen, ist so groß, daß man bis zum Beweis des Gegenteils an jener Hypothese festhalten darf. Man wird sie natürlich nicht auf obige braune Algen beschränken, sondern auch überall dort, wo die Spermatozoiden in Oogonien einschlüpfen, chemische Agentien verantwortlich machen, und schließlich sogar mit Haberlandt annehmen können, daß sie es seien, welche die Kopulationsfortsätze der Spirogyren aufeinander führen. Hemleben will das freilich nicht galten lassen.

Negative Chemotaxis dürfte es auch sein, welche nach dem Eindringen eines Spermatozoids in das Ei die überzähligen Männchen verscheucht. Wenn man besonders bei Ectocarpus und Fucus beobachtet, wie rasch sich im gegebenen Moment die Spermatozoiden von den Eiern zurückziehen. liegt zweifellos der Gedanke am nächsten, daß eine chemische Substanz rasch gebildet und ausgeschieden wird, welche bei den fraglichen Körperchen negative Bewegungen auslöst, und zwar deswegen, weil sie schädigend wirkt. Für diese Annahme spricht die Beobachtung von Farmer und Williams, wonach die Spermatozoiden von Halidrys, welche die Eier umringen, nicht selten absterben, kurz nachdem eins derselben in das Ei eindrang.

Nachdem gezeigt worden ist, daß die Narben von manchen phanerogamen Pflanzen Stoffe hervorbringen, welche fremde Pollen schädigen, und seitdem v. Dungern nachwies, daß in Seeigeleiern Substanzen vorhanden sind, welches fremdes Sperma töten, wird man wohl auch bezüglich der Algen nach Verbindungen fragen müssen, welche eventuell die Verschmelzung verschiedenartiger Gameten hemmen. Das ist nicht so müßig, weil im Meer zu gewissen Zeiten Gameten ganz verschiedener Gattungen und Arten durcheinander treiben. Möglich, daß „Antikörper“ der skizzierten Art vorhanden sind, allein nachgewiesen wurden sie bislang nicht, und unerläßlich erscheinen sie auch nicht, es würde wohl das Ausbleiben positiv chemotaktischer Bewegungen ausreichen, um ein Ausbleiben der Kopulation bei ungleichartigen Sexualzellen zu erklären.

Der Ort für die Aufnahme der Spermatozoiden ist an den Eiern, welche mit dem oft erwähnten hellen Empfängnisfleck versehen sind, von vornherein bestimmt; und dort, wo jene das Oogon nicht verlassen, pflegt durch die Lage des letzteren, rein mechanisch, dafür gesorgt zu sein, daß die Spermatozoen nur an der gewünschten Stelle mit dem Ei in Berührung kommen. Bei völlig freiliegenden Eiern (z. B. Cutleria) müssen andere Faktoren für richtige Aufnahme der männlichen Zellchen Sorge tragen, sofern das überhaupt notwendig erscheint.

Der Empfängnisfleck ist kein integrierender Bestandteil aller Eier; die Fucaceen z. B. dürften desselben entbehren, bei ihnen kann das Spermatozoid an beliebiger Stelle eindringen, und analoges gilt fast für alle Algen, bei welchen beide Gameten beweglich sind, mögen sie in der Größe gleich oder verschieden sein. Aus den verschiedensten Bildern, welche wir in früheren Kapiteln gaben, geht hervor, daß zwei bewegliche Gameten sich zwar mit Vorliebe „längsseit“ aneinander legen, daß sie aber auch in jeder beliebigen anderen Lage verschmelzen können.

Sind die Spermatozoiden mit dem Ei, oder die Gameten untereinander durch die oben geschilderten Mittel an bestimmter oder unbestimmter Stelle in Berührung gebracht, dann erfolgt die Vereinigung in der Regel sehr rasch, in wenigen Minuten pflegt vom Spermatozoid äußerlich nichts mehr sichtbar zu sein, und ebenso bilden in gleicher Zeit die Isogameten eine einheitliche Zygote.

Die direkte Beobachtung konstatiert in den meisten Fällen nicht viel mehr als ein ruhiges Zusammenfließen der Plasmamassen unter Schwinden der trennenden Hyaloplasmaschicht. Es ist aber kaum zweifelhaft, daß bei diesem Fundamentalprozeß sich energische Umwälzungen im Zellplasma abspielen, und diese kommen auch zum Ausdruck in Umrißänderungen bei Ectocarpus, in gewissen unruhigen Bewegungen am Empfängnisfleck der Vaucheria usw., sie sind nach Farmer und Williams besonders auffallend bei Halidrys. In Berührung mit dem Spermatozoid schwillt das Ei dieses Tanges ein wenig auf, wird dann an seiner Oberfläche warzig und entsendet kurze pseudopodienartige Fortsätze. Das dauert 3—5 Minuten, dann rundet sich das Ei unter schwacher Kontraktion wieder ab; das Spermatozoid ist inzwischen aufgenommen und alsbald folgt die Ausscheidung einer Membran. Leider ist auf solche Vorgänge von anderen Autoren nicht immer hinreichend geachtet worden, sie werden wohl ziemlich verbreitet sein.

Die Befruchtung nackter Eier schildern wir am besten für Fucus, weil sie gerade hier durch Farmer, Williams, Strasburger und Yamanouchi gut untersucht ist. Das geschlechtsreife Ei führt (Fig. 656, *1*) einen großen Kern mit scharf vortretendem Kernkörperchen im Zentrum. Den Kern umgibt eine dichte Plasmamasse, beide zusammen treten schon im lebenden Objekt als helle Masse hervor. Nach außen folgt dann ein Plasma, das vermöge seines Vakuolenreichtums großwabige Struktur erhält. Die Waben zeigen ziemlich deutlich radiäre Anordnung, und in ihren Wänden sitzen mit Vorliebe die Chromatophoren, die also hier eine „Profilstellung" in ähnlicher Weise annehmen, wie in jungen Sporangien. Da sie sich von der Peripherie etwas entfernt halten, besitzen die Eier einen helleren Rand (Fig. 656, *1*). Ähnliches gilt auch für Dictyota (Williams).

Der Kern des Spermatozoids dringt von der Peripherie des Eies her sehr rasch gegen dessen Kern vor, schon 5 Minuten nach seinem Eintritt zeigen sich gewöhnlich die ersten Stadien der Verschmelzung von Ei- und Spermakern. Letzterer erscheint in den Präparaten zunächst als eine spindelförmige, kompakte und intensiv färbbare Masse (Fig. 656, *2*), später lockert sich diese etwas, legt sich dem Eikern an und vereinigt sich mit ihm unter Resorption der trennenden Kernwandung (Fig. 656, *3*). Die Substanz des Spermakernes ist noch lange erkennbar, später freilich verwischen sich die Unterschiede, wenigstens äußerlich.

Man sieht, daß der geschilderte Vorgang der Befruchtung eines Seeigeleies ungemein ähnlich ist. Wie bei diesem kehren auch die vom Centrosoma ausgehenden Strahlungen wieder. Ältere Beobachter konnten sie nicht finden, Yamanouchi aber beschreibt sie in folgender Weise: Dem ruhenden Kern des Eies liegt ein Centrosoma kaum sichtbar an (Fig. 656, *4*). Sowie der Spermakern in das Ei eingetreten ist, sammelt sich um das dem Eikern anliegende Centrosoma Kinoplasma und alsbald treten auch feine Fädchen zahlreich auf, welche von ihm ausstrahlen. Gleichzeitig werden an dem eingedrungenen Spermakern entsprechende Strahlen sichtbar, sie gehen von einem Centrosoma aus, das die männliche Zelle mitbrachte; und wenn nun der Spermakern mit dem Eikern vereinigt ist, erhalten wir zwei Pole mit je einem Centrosoma (Fig. 656, *5*). Damit sind dann auch gleich die zukünftigen

Pole der Kernspindel gegeben. Aus WILLIAMS Befunden darf man schließen, daß die Dinge bei Dictyota ähnlich liegen. Nach der Kernverschmelzung tritt bei Fucus eine etwa 24stündige Ruhe ein, dann erst beginnt die Keimung. Dabei rücken dann die Chromatophoren an die Wand und nehmen

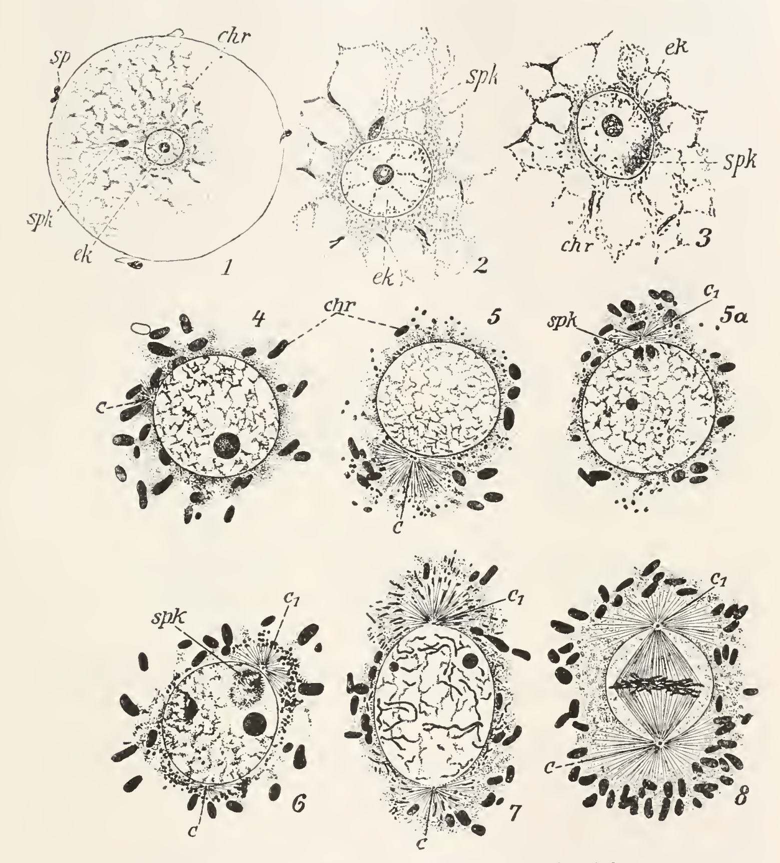



Fig. 656. Befruchtung des *Fucus*-Eies. *1* Querschnitt durch ein Ei kurz nach der Befruchtung n. FARMER. *2*, *3* Querschnitte durch die Mitte desselben n. FARMER. *4*—*8* Vereinigung der Kerne nach YAMANOUCHI. *4* Kern unbefruchtet. *5* Schnitte durch den gleichen Kern nach Eindringen des Spermakerns in ihn. *6* Dasselbe. *7*, *8* Teilung des Zygotenkerns. *ek* Eikern, *sp* Spermatozoid, *chr* Chromatophoren, *spk* Spermakern, *c* Centrosomen.

Flächenstellung ein und der Zygotenkern teilt sich. Jene Ruhepause aber macht wohl die Tatsachen verständlich, die wir auf S. 74 bezüglich der Induktion der Polarität mitgeteilt haben.

Im Gegensatz zu den Fucaceen kann das Ei von Vaucheria als der Typus eines durch den Empfängnisfleck polarisierten Eies gelten. Die

Entstehung desselben haben wir auf S. 113ff. geschildert und dort bereits darauf hingewiesen, daß die Hauptmasse des Plasmas sich am Vorderende befindet, während der Kern in der Mitte, nur von wenig Plasma umhüllt, zwischen großen Vakuolen suspendiert erscheint (Fig. 657, *1*). Nach Eintritt des Spermakerns am Vorderende des Eies wird auch hier sehr rasch eine Membran gebildet, diese umhüllt jedoch, soviel ich sehe, nicht das ganze Ei, sondern verläuft nur quer durch die Mündung des Oogons, um dieses abzuschließen.

Bei Vaucheria sessilis vergehen im Gegensatz zu Fucus mindestens einige Stunden, bis der männliche Kern den Eikern erreicht hat. Während dieser Zeit verteilt sich das Plasma des Vorderendes gleichmäßig in der jungen Zygote, und entsprechend wandern die Chlorophyllkörper mehr nach vorn, um sich ebenfalls gleichmäßig zu verteilen (Fig. 657, *1*). Dann vereinigen sich die beiden Kerne (Fig. 657, *2*, *5*) in ganz ähnlicher Weise wie bei Fucus, nur tritt hier schon viel zeitiger eine Auflockerung im Gefüge des Spermakerns in die Erscheinung. Auch der Eikern wird etwas voluminöser.

Die Vorgänge bei den beweglichen Isogameten sind naturgemäß einfacher. Die beiden zur Vereinigung bestimmten Geschlechtszellen legen sich

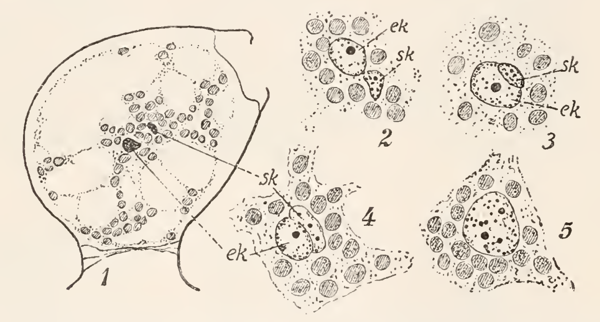



Fig. 657. *Vaucheria sessilis* n. Oltmanns. *1* Oogon nach Eintritt des Spermakernes vorn verschlossen. *2—5* Sukzessive Vereinigung der Kerne. *ek* Eikern, *sk* Spermakern.

zwar mit Vorliebe an den Spitzen aneinander, um dann in annähernd paralleler Lage (**1**, 307) zu verschmelzen, aber es kommen doch außerordentlich zahlreiche Ausnahmen vor. Ich erinnere an Dasycladus (**1**, 368), Ectocarpus (**2**, 171), Giffordia (**2**, 79), Bryopsis (**1**, 398) usw., wo jeder Teil der einen Zelle mit einem beliebigen der anderen zusammenfließen kann. Es gibt bisweilen sogar amöboide Schwärmer unter den Chaetophoren (**1**, 306) und Draparnaldien (Pascher), die fast wie Amoeben zusammenfließen.

Auch die Zygoten können nach Pascher zunächst noch amöboid sein.

Etwas weiter vorgeschrittene Formen beschreibt Goroschankin. Die Gameten von Chlamydomonas Braunii u. a. sind, wie wir früher sahen, mit einer festen Membran umgeben, sie legen sich meistens mit dem Mundende gegeneinander, die Membran wird an dieser Stelle aufgelöst und der Inhalt der einen (etwas kleineren) Zelle schlüpft zu dem der anderen hinüber. Die beiden Kerne wandern aufeinander zu, ihr Gefüge wird etwas lockerer, und dann vereinigen sie sich miteinander (Fig. 658). Die Kernkörperchen sind noch lange getrennt sichtbar, ja diese Doppelnukleolen scheinen ein Charakteristikum für viele Zygotenkerne zu sein. Daß der Plasmakörper

der Zygote sich bei diesen Vorgängen noch kontrahiert (Fig. 658, *3*), mag nebenbei erwähnt sein. Auf die Chromatophoren kommen wir unten zurück. Die pulsierenden Vakuolen schwinden wohl.

Die Konjugaten verhalten sich grundsätzlich ähnlich.

Nach dem einen oder anderen der angeführten Typen vollziehen sich fast alle sexuellen Vorgänge bei den Algen, mögen gleich oder verschieden gestaltete Gameten in Frage kommen. Der Abweichungen sind nur wenige. Von solchen mag zunächst erwähnt sein, daß sich die Vereinigung der Kerne bisweilen stark verzögert, besonders für Konjugaten konnte ja Klebahn zeigen, daß dieselbe in den Zygoten sich erst mit beginnender Keimung vollzieht.

Wichtiger als dieser Befund sind die Vorgänge bei Sphaeroplea annulina var. Braunii. In die mehrkernigen Eier dringt nach Klebahn nur ein Spermakern ein und vereinigt sich nur mit einem der im Ei gegebenen Kerne (**1**, 384); weiteres fand Klebahn nicht, und nach seinen Befunden muß man annehmen, daß der kopulierende der eigentliche Eikern sei, während die übrigen untätig und bedeutungslos liegen bleiben. Nach Golenkins Angaben würde aber die Sache nicht ganz zutreffen; nach ihm verschmilzt zwar bei Sphaeroplea Braunii der Spermakern erst mit einem der Eikerne, später aber würden sich mit dem resultierenden Kopulationskern auch die anderen im Ei vorhandenen Nuclei vereinigen.

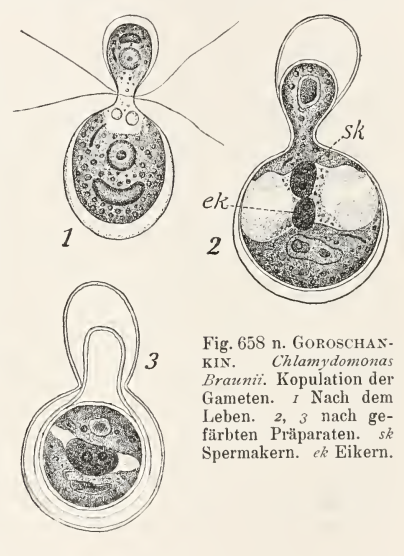



Fig. 658 n. Goroschankin. *Chlamydomonas Braunii*. Kopulation der Gameten. *1* Nach dem Leben. *2*, *3* nach gefärbten Präparaten. *sk* Spermakern. *ek* Eikern.

Die Sache bedarf wohl erneuter Prüfung aus folgendem Grunde. Ältere Autoren ließen die zahlreichen Kerne, welche ursprünglich in den Oogonien von Vaucheria, Saprolegnia, Peronospora, Albugo usw. vorhanden sind, zu einem Eikern kurz vor der Eireife verschmelzen. Später aber wurde von mir für Vaucheria, von anderen Autoren für die anderen erwähnten Pflanzen gezeigt, daß der Eikern niemals aus einer Verschmelzung mehrerer Kerne resultiert, daß vielmehr alle überzähligen Kerne bis auf einen aus den Eiern beseitigt oder doch in denselben unschädlich gemacht werden. Diesen Befunden würden sich Klebahns Resultate anschließen. Die im Ei nicht kopulierenden Kerne hätten danach keine andere Bedeutung als die überzähligen Kerne der Oogonien von Vaucheria, Fucaceen usw. Golenkins Beobachtungen dagegen stehen nicht bloß mit dem eben Erwähnten in Widerspruch, sie sind, soweit ich sehe, fast die einzigen, welche sich der allgemeinen Regel nicht fügen, wonach von den niederen Pflanzen empor bis zu den höchsten Spermakern und Eikern nicht bloß völlig homolog, sondern aus der gleichen Anzahl von Chromosomen zusammengesetzt sind. In Konsequenz davon muß dann der Kern der Zygote immer nur aus zwei solcher gleichwertigen Elemente kombiniert werden. Diese unter den Botanikern,

besonders von STRASBURGER, betonte Auffassung muß in dem Kern naturgemäß den wesentlichen Träger der Vererbung sehen und weiter darauf hinweisen, daß bei jeder sexuellen Vereinigung die Eigenschaften der beiden Eltern annähernd gleichmäßig auf den jugendlichen Keim übergehen.

Gegner dieser Auffassungen können aber nicht bloß auf GOLENKINS noch unwiderlegte Angaben verweisen, sondern auch auf die Befunde von GERASSIMOFF. Dieser Autor sah zweikernige Spirogyrazellen mit einkernigen zu einer normalen, keimunsgfähigen Zygote verschmelzen. Wie jene abweichenden Zellen erzielt werden, ist in **1**, 95 angegeben. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß in einer solchen doppelkernigen Kammer jeder Kern dem einer normalen Zelle entspricht.

Rufen diese Tatsachen gegen die erwähnte Theorie Bedenken wach, so darf auch nicht verschwiegen werden, daß derselben eventuell von einer anderen Seite Gefahr droht, nämlich durch die Beobachtungen über Polyspermie, die ja auch für Tiere bekannt ist. BERTHOLD und ich haben für Ectocarpus beobachtet, daß mehr als eine männliche Zelle mit der weiblichen verschmelzen kann; KLEBS gibt für Protosiphon Vereinigung von drei Gameten, DE BARY und STRASBURGER für Acetabularia an, FARMER und WILLIAMS, wie auch YAMANOUCHI sahen mehr als ein Spermatozoid in das Ei von Fucus eindringen und CHODAT spricht sogar — DANGEARD hatte es früher gesehen — bei Chlamydomonas intermedia von einer Superfétation, weil sich hier gelegentlich mehr als zwei Gameten vereinigen, was übrigens schon PROWAZEK und TEODORESCO für andere niedere Volvocinen angegeben hatten. KURSANOW berichtete ähnliches für Zygnema, MONTEMARTINI für Spirogyra.

Über das Verhalten der Kerne ist in den meisten Fällen nichts oder nichts Genügendes bekannt, nur für die Fucaceen wissen wir durch FARMER und WILLIAMS, vor allem aber durch YAMANOUCHI, das Folgende:

Wenn mehrere Spermakerne in das Ei eintreten, kommt es zu einer Vereinigung dieser mit dem Eikern. Da jedes Spermatozoid ein Centrosoma mitbringt, finden sich z. B. beim Eintritt von zwei männlichen Zellen drei Centrosomen in der Zygote, da die Eizelle schon vorher eines beherbergte. Bei der Keimung entsteht eine Teilungsfigur mit soviel Spindelpolen als Centrosomen vorhanden waren. Jedem Spindelpol, d. h. jedem Centrosoma werden dann die gleichen Chromosomensätze zugewiesen. Die haploide Chromosomenzahl bei Fucus ist 32. Der Zygotenkern enthält demnach hier 96 Centrosomen. Diese spalten sich alle in der Metaphase der Länge nach und so werden jedem der drei Tochterkerne 2 × 32 Chromosomen zugewiesen. Auf diese Weise bleibt auch hier die Zahl der letzteren konstant, wie in der normalen Befruchtung. Ähnlich ist es nach dem Eindringen von drei Spermatozoiden.

Was aus den polyspermen Fucuszygoten wird, ist nicht bekannt. Das ist zu bedauern, denn sie enthalten ja mehr männliche als weibliche Chromosomen und wenn man nun gar Bastarde zu erzeugen in der Lage wäre, könnte man vielleicht die Einwirkung überzähliger männlicher Erbmassen auf die Nachkommen studieren.

Die höher stehenden Algengruppen verzichten, wie wir auf S. 111 zeigten, vielfach darauf, ihren Spermatozoiden Chromatophoren irgendwelcher Art mit auf den Weg zu geben, und daraus ergibt sich ohne weiteres, daß im Gegensatz zum Kern jenes Organ der Zelle bei der Befruchtung als solcher und bei der aus ihr resultierenden Vererbung keinerlei Rolle spielt. Bei Pflanzen von der genannten Art liefert ausschließlich das Weibchen die Farbkörper für die Nachkommen; so bei den Charen, Vaucherien, Coleochaeten und Florideen.

Bei letzteren ist vielleicht nicht einmal immer die Eizelle mit einem Chromatophor versehen, wenigstens gibt SCHMITZ an, daß die Karpogone von Callithamnion corymbosum u. a. keine Chromatophoren besitzen; solche kommen nach ihm nur aus der Auxillarzelle in die Sporophyten und die Sporen. Von anderen Autoren konnte das nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Klar ist aber auf alle Fälle, daß bei der Kleinheit der sporogenen Zelle in der Gruppe der Callithamnien, Rhodomeleen usw. höchstens Fetzen eines Chromatophors in die Auxiliarzelle gelangen können. Selbst wenn diese sich später vergrößern, müssen doch zahlreiche Farbkörper aus der Auxiliarzelle mit in den Sporophyten eingehen.

Wo in den Spermatozoiden (Bryopsis usw.) kleine Chromatophoren gegeben sind, pflegen diese kurz nach vollendeter Kopulation noch sichtbar zu sein. Später entschwinden sie der Beobachtung, und es bleibt ungewiß, ob sie sich zu normal gefärbten Chlorophyll- usw. -Körpern ausgestalten, oder ob sie zugrunde gehen.

Eine Zerstörung von Chromatophoren findet bei der Vereinigung von Isogameten kaum statt. Bei zahlreichen Chlorophyceen, Ectocarpeen usw., besonders denjenigen, welche in jedem Schwärmer nur einen Farbkörper führen, kann man die Chromatophoren verschiedener Abstammung getrennt in der Zygote erkennen und (z. B. leicht bei Ectocarpus) nachweisen, daß sie unverändert in die Keimpflanze eingehen.

Überall freilich trifft das nicht zu. CHMIELEWSKY beobachtete zuerst und andere Forscher, besonders TRÖNDLE, bestätigen, daß in die Zygoten von Spirogyra zwar beiderlei Chlorophyllbänder eintreten, daß aber das aus der männlichen Zelle stammende zerstört wird. Hier erreicht also die Pflanze auf einem anderen Wege dasselbe, was sonst durch Reduktion oder vollständige Ausschaltung der Chromatophoren aus den männlichen Zellen erzielt wird.

TRÖNDLE hat aus diesen Befunden geschlossen, daß hier gesetzmäßig eine Reduktion der Chromatophorenmasse einsetze analog der Reduktion der Chromosomenzahl. Die soeben erwähnte Lahmlegung der Chromatophoren in den männlichen Zellen würde TRÖNDLES Auffassung bestätigen, aber wir haben auch zahlreiche Fälle, z B. bei den Ectocarpeen, in welchen von einer Zerstörung der Chromatophoren in der Zygote nicht das Geringste beobachtet wurde. Dort scheint wenigstens einer der Chromatophoren der einen, der andere der anderen Zelle, welche aus der Zygote hervorgeht, zugewiesen zu werden, und somit kann das obige Gesetz auf allgemeine Gültigkeit kaum Anspruch erheben.

Einzelheiten bedürfen freilich der Prüfung.

Die Verfärbung derjenigen Zygoten, welche in einen Dauerzustand übergehen, beruht natürlich in erster Linie auf einer Veränderung der Chromatophoren. Dieselben werden scheinbar kleiner und stets unansehnlicher, aber sie verschwinden nicht und sind stets zu finden gewesen, wo man sorgfältig danach gesucht hat.

Aufspeicherung von Öl, Fett und anderen Reservesubstanzen bedingt natürlich auch eine modifizierte Färbung der Zygoten, und besonders ist es bekanntermaßen das Hämatochrom, das diese hervorruft. Über diesen Körper ist schon an verschiedenen Stellen unseres Buches berichtet worden, wir brauchen auf ihn wie auf die Reservesubstanzen kaum zurückzukommen. Höchstens kann man noch einmal darauf hinweisen, daß besonders diejenigen Hypnozygoten reichlich jenen Stoff entwickeln, welche zur Ruhe auf trockenem Boden bestimmt oder verurteilt sind. Ich erinnere nur an Sphaeroplea, Haematococcus u. a.

Die Membran der Zygoten bleibt dort einfach, wo sofortige Keimung derselben einsetzt; sie wird stark verdickt und in der verschiedensten Weise verändert an den längere Zeit ruhenden Zygoten. Darüber ist in den einzelnen Kapiteln schon das Nötige berichtet worden. Es scheint mir unnötig, hier noch einmal darauf zurückzukommen, weil Dinge von theoretischer Bedeutung kaum dabei zu verzeichnen sind.

## 5. Homologien der Geschlechtsorgane.

Die Anordnung des Stoffes in zahlreichen Kapiteln unseres Buches basierte auf der viel diskutierten und fast allgemein anerkannten Voraussetzung, daß sich die Sexualität in nicht wenigen Algengruppen selbständig herausgebildet habe, und daß sie dann in den einzelnen Verwandtschaftskreisen von isogamer zu oogamer Befruchtung fortgeschritten sei. Ist dieser Satz richtig, so ergibt sich von selber eine Homologie der Gameten untereinander und ebenso eine solche der sie einschließenden Behälter, als da sind Gametangien, Oogonien und Antheridien, wie das besonders GOEBEL seit langer Zeit betont hat. Konsequenterweise darf man die fraglichen Gebilde zunächst nur innerhalb jeder Gattung und Gruppe zueinander in Parallele bringen, aber man wird doch nicht fehl gehen, wenn man sie weiterhin in der ganzen Algenreihe homologisiert.

Die Sache leuchtet sofort ein für die isogamen und die halb oogamen Formen, wenn ich mich so ausdrücken darf. Wir brauchen kein Wort darüber zu verlieren, daß alle Zellen einer Ulothrix, einer Cladophora oder eines Dasycladus usw., welche Gameten produzieren, untereinander homolog sind, und ebenso springt die Homologie in die Augen zwischen den männlichen und weiblichen Gametangien von Ectocarpus, Cutleria, Bryopsis, Codium, Sphaeroplea und zahlreichen anderen Gattungen. Etwas schwieriger wird, wenigstens scheinbar, die Entscheidung bei den Algen mit typischen Oogonien, welche wir seinerzeit als die Endglieder der verschiedenen Parallelreihen ansprachen. Allein die Entwicklungsgeschichte deckt fast immer die Parallelen auf. Wir haben in Bd. 1 und 2 bei Behandlung der Familien mehrfach darauf hingewiesen und erinnern nun daran, daß z. B. bei den Volvocinen und bei den Fucaceen Zwischenformen (Durvillaea) vorhanden sind, welche unweigerlich dartun, daß die ursprünglichen Isogameten im Laufe der Zeiten in die Oogonien und Antheridien übergeführt wurden. Solche Umwandlung kam wesentlich durch eine Förderung der Teilungen in den Antheridien, durch einen Rückgang derselben in den Oogonien zustande; das ist bei den Fucaceen ohne weiteres deutlich, und auch für Volvox kann man dasselbe annehmen, denn das Oogonium und die Spermatozoidmutterzelle (Antheridium) sind schon ihrer Lage nach homolog. Im ersteren sind die Teilungen unterblieben, im letzteren werden sie sehr weit getrieben. In dieser Weise reiht sich Volvox zwanglos anderen Algen an, und mir scheint, wie ich hier nochmals betone, kein Grund zu der KLEINschen Meinung zu sein, wonach das Spermatozoidbündel von Volvox und Eudorina eine besondere männliche Generation darstellt. Am wenigsten wird derjenige KLEIN zustimmen, der unsere später zu gebende Darstellung des Generationswechsels für zutreffend hält.

Bei den Oedogoniaceen sind, meiner Meinung nach, die fadenbürtigen Antheridien in einem Falle den Androsporen, im anderen den Oogonien homolog. Auch hier gilt das, was wir soeben bezüglich einer

vermehrten oder verminderten Teilung hervorhoben, und außerdem wäre an das zu erinnern, was wir in **1**, 339 ausführten. Die Zwergmännchen werden am leichtesten verstanden, wenn man sie als sekundäre Bildungen betrachtet, hervorgebracht durch die Notwendigkeit, die Antheridien den Oogonien zu nähern.

Die Homologie der Sexualorgane bei Vaucheria dokumentiert sich nicht bloß in der gleichartigen Stellung derselben an den Tragsprossen, sondern auch (**1**, 423) in der anfangs gleichartigen Ausfüllung derselben mit vakuoligem, vielkernigem Plasma.

Antheridien und Oogonien (resp. Karpogone) stellen bei Coleochaeten wie bei Florideen die Endzellen kürzerer oder längerer Seitenzweiglein dar, und deshalb ist auch hier über den Stand der Dinge kein Zweifel; nur eine Form macht Schmerzen: die Coleochaete scutata. Hier stehen zwar die Oogonien an den Enden liegender Zellreihen, die Antheridien aber gehen aus beliebigen Zellen der Scheibe hervor. GOEBELs Hoffnung, daß die Antheridien sich doch noch als Enden einer Zellreihe erweisen möchten, dürfte kaum in Erfüllung gehen; dagegen kann man sich die Lage der fraglichen Sexualorgane auf andere Weise plausibel machen. Betrachtet man, wie das doch wohl richtig ist, Col. scutata als eine reduzierte Form, hervorgegangen aus anderen Arten mit aufrechten Fäden, welche einer Sohle entsprangen, so kann man annehmen, daß die Antheridien ursprünglich den aufrechten Fäden ansaßen, später aber mit Reduktion dieser in die Scheibe verlegt wurden. Eine solche Rückverlegung von Fortpflanzungszellen in die Haftscheiben ist bei Braunalgen (vgl. z. B. Phaeostroma) gar nicht selten, und ich bezweifle sehr, ob auch bei ihnen immer die ursprünglich vorgeschriebene Stellung am Fadenende gewahrt wird.

Bezüglich der Florideen muß dann noch die Frage gestellt werden, wie das auch schon früher geschehen ist, ob etwa auch die Auxiliarzellen den Karpogonen homolog seien. In einigen Fällen haben sie tatsächlich dieselbe Stellung wie die Karpogonien, allein das ist keineswegs immer so. Man vergleiche nur unseren Bericht (**2**, 391) über die Nemastomaceen. Dort bildet sich fast in jeder Gattung die Auxiliarzelle an einem anderen Ort; zudem kann man auch bei Ceramiaceen, Rhodomeleen usw. kaum Tatsachen auffinden, welche geeignet wären, jene Vermutung zu stützen. Heute, wo wir wissen, daß die Auxiliarzellen nur Nährzellen sind, ist es auch durchaus begreiflich, daß sie an einem beliebigen Teil der Pflanze herausgebildet werden können.

Am wenigsten leuchtet auf den ersten Blick die Übereinstimmung zwischen den Oogonien und Antheridien von Chara und Nitella ein. GOEBEL hat jedoch gezeigt, daß sich auch hier Ähnlichkeiten herausfinden lassen. Ich habe darüber in Bd. 1 berichtet.

Inwieweit sind nun die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane den geschlechtlichen homolog?

Eine Homologie der Sexualorgane existiert sicher nicht mit den verschiedenartigen Brutknospen, Gemmen usw. Die Gemmen von Seirospora (**2**, 360), die Brutknospen der Sphacelariaceen, wohl auch die Monosporen der Tilopterideen usw. sind unverkennbar, ebenso wie die Brutknospen zahlreicher Laub- und Lebermoose unabhängig voneinander, phylogenetisch ziemlich spät, entstanden, bald der eine, bald der andere Teil des Algenkörpers gab ihnen den Ursprung, und so kommen sie als Spezialbildungen für unsere Frage nicht ernsthaft in Betracht.

Anders steht die Sache mit den meisten Zoosporen; diese dürften im obigen Sinne älteren Datums sein. Zur Klärung der Situation erinnere ich an Protosiphon. Die Alge besitzt nur eine Schwärmerform, die fraglichen Zellen kopulieren oder kopulieren nicht, je nach den äußeren Bedingungen, so daß man kaum weiß, ob man von Schwärmern oder von Gameten reden soll. Die Sexualität ist hier noch in ihren ersten Anfängen, gleichsam in einem labilen Zustande, sie kann aber bei anderen Formen zu einer absolut festen Einrichtung werden. Es ist nun ohne Schwierigkeit vorstellbar, daß alle von Protosiphon oder von einer dieser ähnlichen Alge erzeugten Schwärmer die Fähigkeit zu isolierter Keimung verlieren und dadurch zu typischen Gameten werden. Dieser Fall ist realisiert bei Dasycladus, Codium, Bryopsis usw., hier sind nur Gameten vorhanden, und im phylogenetischen Sinne sind alle eventuell bei den Vorfahren vorhanden gewesenen ungeschlechtlichen Schwärmer in der Bildung von Gameten aufgegangen, wie das schon so häufig gelehrt ist, zuletzt von CELAKOVSKY.

Dem ist aber bekanntlich nicht überall so. Cladophoren, Ulven oder wie sie sonst noch heißen mögen, stören scheinbar das eben entworfene Bild, denn hier gibt es neben den Gameten deutlich unterscheidbare Zoosporen. Die Annahme liegt nahe, daß auch hier die Zoosporen die alleinige Fortpflanzungsform der Vorfahren darstellen, wie das bei so vielen Flagellaten und Flagellaten-ähnlichen Formen noch heute der Fall ist, und daß diese weiterhin sich in geschlechtliche und ungeschlechtliche Schwärmer differenziert haben. Form und Funktion von Zoosporen blieb für gewisse Schwärmzellen erhalten, während andere dieselben verloren und gleichzeitig die Sexualität erwarben. Anders ausgedrückt: Die Fäden, Sproßsysteme und sonstigen Zellen und Zellverbände, welche anfänglich nur asexuell waren, wurden zu Gametophyten, denen aber in mehr oder weniger hohem Maße die Fähigkeit zur Zoosporenbildung verblieb, und zwar derart, daß die nämliche Zelle die eine wie die andere Schwärmerform erzeugen kann.

Etwas komplizierter ist die Sache bei den Ulotrichales. Man unterscheidet:

1. größere Schwärmer mit vier Geißeln (Makrozoosporen),
2. kleinere Schwärmer mit vier Geißeln (Mikrozoosporen),
3. kleine Schwärmer mit zwei Geißeln (Gameten).

Bei Ulothrix wie auch bei gewissen Stigeoclonium-Arten sind die beiden ersten Formen ungeschlechtlich, die letzteren stellen die Gameten dar.

Bei Stigeoclonium fasciculare sind die Mikrozoosporen die Geschlechtszellen, für Stigeoclonium tenue gilt das gleiche, aber während bei der erstgenannten Art noch zweiwimperige Schwärmer gebildet werden, fehlen solche bei der zweiten ganz und darin stimmt auch Draparnaldia mit ihr überein. Umgekehrt hat Chaetophora nur eine Form von vierwimperigen Schwärmern, nämlich Makrozoosporen, und daneben sehen wir zweiwimperige Gameten. Es bilden also die Makrozoosporen einen annähernd ruhenden Pol im Wechsel der Erscheinungen, während die kleinen Schwärmer mit der Sexualität betraut werden, und zwar sind das in einem Falle die mit vier Wimpern begabten, im anderen die mit zwei Geißeln versehenen. Korrespondierend damit wird dann die andere kleine Schwärmerform vielfach unterdrückt. Wo die Gameten zwei Geißeln haben, können die kleinen vierwimperigen Mikrozoosporen fehlen, wo die Geschlechtszellen vier Bewegungsorgane be-

sitzen, werden die zweiwimperigen Schwärmer gern unterdrückt. Die Sexualität ist also in dieser Gruppe noch labil, und insofern scheinen mir diese in **1,** 306 ausführlicher vorgetragenen Tatsachen unsere Auffassung zu beschäftigen. Das geschieht auch noch durch den Umstand, daß in manchen Fällen unter den Augen des Beobachters Mikrozoosporen zwei von ihren vier Geißeln abwerfen.

Man kann die nicht kopulierenden Schwärmer mit nur zwei Geißeln vielleicht als Parthenogameten auffassen. Eine solche Erklärung wird recht wahrscheinlich für die „neutralen Schwärmer", welche BERTHOLD, SAUVAGEAU und ich aus plurilokulären Sporangien von Ectocarpus erhielten, wie das in **2,** 80 geschildert wurde. Unsere allerdings recht unvollkommenen Versuche scheinen mir tatsächlich jene neutralen Schwärmer als Parthenogameten zu kennzeichnen. Mag dem aber sein wie ihm wolle, viel weniger zweifelhaft dürfte sein, daß sich jene neutralen Schwärmer, die zunächst von Gameten nicht unterscheidbar sind, bei den Verwandten des Ectocarpus siliculosus auch äußerlich von jenen abheben, wie sich nach SAUVAGEAU in den verschiedenen plurilokulären Sporangien von Giffordia zu erkennen gibt. Diese Verhältnisse sind in **2,** 80 ausführlicher besprochen. Hier kam es nur darauf an, zu zeigen, wie eine einzige Form von Sporangien und Schwärmern sich nicht bloß in zwei, sondern auch in mehr Richtungen differenzieren und ausgestalten kann.

Gerade bei den Phaeosporeen bleibt freilich ein Punkt noch ungeklärt. Da wir die Vorfahren derselben nicht oder ganz mangelhaft kennen, kann man kaum eine Vermutung über den Zusammenhang der uni- und plurilokulären Sporangien haben. Diese beiden Organe sind heute so verschieden, daß man sich über die Entstehung derselben keine genügende Rechenschaft geben kann. Ganz allgemein wird man ja wohl auch hier den Ursprung aus gemeinsamer Basis annehmen können.

Dieselbe allgemeine Behauptung wird man auch in Ermangelung von etwas Besserem für die Florideen aufstellen können. Die Wurzeln dieser Gruppe kennen wir meiner Meinung nach nicht und wissen danach auch wenig über einen etwaigen gemeinsamen Ursprung der verschiedenartigen Fortpflanzungsorgane; immerhin bieten die einfachsten Florideen, wie Chantransia, Batrachospermum usw. gewisse Anhaltspunkte. Die Monosporen der Chantransia haben genau dieselbe Stellung wie die Antheridien, ebenso stehen bei den Batrachospermen, welche Monosporen in den Zweigbüscheln der Langtriebe erzeugen, jene neben und zwischen den Antheridien. Geht daraus schon eine Homologie deutlich hervor, so zeigt sich eine solche wohl weiter in der von SIRODOT konstatierten Tatsache, daß in gewissen Fällen schwer zu definierende Zwischenstufen zwischen Spermatien und Monosporen vorkommen.

Für viele Fälle ist weiterhin eine Homologie der Tetrasporangien mit den Monosporangien klar. Das gilt zunächst für die Chantransien, bei welchen eine Art Mono-, eine andere Tetrasporangien führt. Es handelt sich um Sporae cruciatim divisae, und wir machten schon in **2,** 343 im Anschluß an nordische Forscher darauf aufmerksam, daß gerade diese Tetrasporangienform ganz allgemein den Monosporangien besonders nahe stehe.

Den Monosporen weitgehend vergleichbar sind auch wohl die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane, welche auf Geschlechtspflanzen nicht selten auch dort sichtbar werden, wo besondere Tetrasporenpflanzen gegeben sind.

Nicht ganz so klar liegen die Verhältnisse bezüglich der Hauptmasse der Tetrasporangien. Immerhin für viele Fälle ist eine Homologie der Tetrasporangien mit den Monosporangien sowie mit den Antheridien klar; besonders bei Formen, wie Callithamnion usw., wo es sich um fädige Thallome handelt, korrespondiert die Entstehung aller jener Gebilde miteinander. Endzellen pflegen die Ursprungsorte zu sein, und das mag auch auf Grund der SCHMITZschen Fadenlehre dort noch festgehalten werden, wo die Antheridien oberflächlich stehen, während die Tetrasporangien in die Rinde versenkt sind. Zweifel dagegen können sich z. B. bezüglich der Rhodomeleen erheben. Doch ich glaube, daß man unter Berücksichtigung unserer Erörterungen auf **2,** 355 auch in dieser Familie das Tetrasporangium als einen einzelligen Seitenast radiärer Zweiglein betrachten kann.

In dieser Familie sind übrigens Auxiliarzellen und Tetrasporangien offenbar homolog; doch ist zu betonen, daß dies keineswegs in allen Florideengruppen Regel ist, wie besonders die bereits erwähnten Nemastomeen lehren.

Ist einmal die Differenzierung der Schwärmer in Zoosporen, Gameten usw., wie wir sie oben schilderten, bei den niederen Gliedern einer Gruppe erfolgt, so kann es nicht wundernehmen, wenn sie auf die höheren Glieder, die von jenen abstammen, übertragen wird. Z. B. haben zweifellos die Aphanochaeten nicht bloß ihre Gameten, sondern auch ihre Zoosporen von den Chaetophoreen geerbt, und dasselbe würde von den Coleochaeten gelten, falls diese, wie wir annehmen, von den Aphanochaeten herzuleiten sind. Natürlich gilt dieselbe Überlegung für niedere und höhere Protococcoideen, für Ulothrix und seine Derivate usw. Auch auf die Volvocinen möchte man das Gesagte anwenden, wenn hier auch die Sache etwas schwieriger ist. Wir sahen, daß jede Zelle in der Kugel von Pandorina, Eudorina usw. einer freien Zelle von Chlamydomonas entspricht. Wie die letzteren, so kann auch jede der ersteren Zoosporen bilden. Diese aber bleiben, ähnlich wie die von Hydrodictyon untereinander in Verbindung und schlüpfen vereinigt aus, um nachher vollends auszuwachsen und die Fähigkeit zu erneuter Teilung zu erlangen. Volvox unterscheidet sich von Eudorina nur dadurch, daß infolge der Arbeitsteilung nicht mehr alle, sondern nur einige Zellen teilungsfähig geblieben sind; im übrigen aber entspricht sicher die Mutterzelle einer Volvoxkugel einer beweglichen vegetativen Zelle von Chlamydomonas, wie das auch besonders KLEIN betont hat. Ihm werden auch die meisten Botaniker zustimmen. Von zoologischer Seite freilich, namentlich von BÜTSCHLI, ist eine andere Auffassung vertreten worden. Danach sind die Parthenogonidien von Volvox parthenogenetische Eier. Ist es nachgewiesen, daß die Eier einiger Ectocarpeen usw. zu gewissen Zeiten mit, zu anderen ohne Befruchtung keimen, so könnte man wohl für Volvox ähnliches diskutieren, indem man noch mit BÜTSCHLI darauf hinweist, daß sowohl die Oosporen als auch die Parthenogonidien dieser Alge gleiche Produkte liefern. Allein mir scheint doch die ganze Phylogenie der Volvocinen mehr auf die erste Deutung hinzuweisen.

Immerhin ist es nicht überflüssig, sich einmal für andere Algen gleiches zu überlegen, z. B. haben die Zoosporangien von Coleochaete in ihrer Entwicklung eine erhebliche Ähnlichkeit mit den Oogonien. Da die Zoosporen auch im Bau von denjenigen der Chaetophoren und Aphanochaeten etwas abweichen, kann die Frage, ob sie parthenogenetische Eier sind, wohl gestellt werden. Ich meinerseits möchte die-

selbe hier nicht bejahen, aber man wird sich doch immer vergegenwärtigen, daß durchaus nicht alle Zoosporen phylogenetisch gleichen Ursprungs sein und auf diejenigen der primitiven Gruppen zurückgehen müssen. Sie können, unabhängig von solchen, in ähnlicher Weise sekundär entstanden sein, wie etwa die Brutknospen der Sphacelarien. Solche Vermutung liegt z. B. nahe für die Vaucherien. Da außer ihnen kaum eine Siphonee Zoosporen besitzt, muß man vielleicht annehmen, daß die Schwärmer der Vaucherien Bildungen sui generis seien.

Die letzterwähnten Befunde erfordern noch den Hinweis auf die bekannte Tatsache, daß die Verteilung der Zoosporen und der entsprechenden Fortpflanzungsorgane in den verschiedenen Gruppen eine sehr verschiedene ist. Während sie den Volvocinen, Protococcoideen, Ulotrichaceen und allem, was mit diesen Familien zusammenhängt, zukommen, fehlen sie den meisten Siphoneen, um plötzlich bei den Vaucherien, dem mutmaßlichen Endgliede der Reihe, wieder aufzutauchen, umgekehrt fehlen sie den Fucaceen, während sie allen Phaeosporeen zukommen. Unter den Rotalgen fehlen Tetra- resp. Monosporen nur vereinzelten Gattungen.

Heute die Gründe für das Fehlen oder Vorhandensein ungeschlechtlicher Fortpflanzungsorgane anzugeben, ist meistens schwer, wenn nicht unmöglich. Immerhin haben die Untersuchungen der letzten Jahre für die Fucaceen Hinweise gegeben. Es wurde von KYLIN u. a. (**2**, 227) die Vermutung ausgesprochen, daß die bei den Laminarien schon sehr kleine geschlechtliche Generation bei den Fucaceen ganz in der Oogonienbildung aufgegangen sei und nicht mehr für sich existiere. Dann wäre tatsächlich die eine Form der Fortpflanzung ganz abhanden gekommen.

Sind die männlichen und weiblichen Organe überall untereinander homolog und ebenfalls gleichwertig mit den Isogameten der niederen Klassen, dann gilt das auch von den Produkten der Verschmelzung, und es liegt eigentlich kein Grund vor, die Zygoten als die Resultante eines „niederen", die Oosporen als die eines „höheren" Sexualaktes besonders zu bezeichnen.

Aus diesem Grunde habe ich im 1. und 2. Bande das Wort Zygote ganz allgemein auf das aus der Vereinigung zweier Sexualzellen resultierende Produkt angewendet, gleichgültig, ob letztere gleich oder ungleich waren. Soweit mir bekannt, hat zuerst BOWER diesen Schritt. getan.

## 6. Generations- und Phasenwechsel.

Wie alle Autoren, welche das in der Überschrift genannte Thema bei irgendeiner Pflanzengruppe behandelt haben, muß auch ich an das seit HOFMEISTER fast zum Überdruß klassische Beispiel der Moose und Farne erinnern. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation (Gametophyt und Sporophyt nach einer neueren Ausdrucksweise, deren erste von BOWER, deren zweite bereits von DE BARY herrühren dürfte) müssen miteinander abwechseln, wenn alle Gestalten zur Geltung kommen sollen, die in den Entwicklungsgang dieser Pflanzen hineingehören.

HOFMEISTER hatte schon die äußere Form und den gesamten Entwicklungsgang in Rechnung gezogen. In ein neues Stadium aber traten die Erörterungen, als OVERTON und vor allem STRASBURGER den Nachweis erbrachten, daß bei Moosen und Farnen der Gametophyt haploid, der Sporophyt diploid ist. Die Reduktion der Chromosomenzahl findet bekanntlich beim ersten Teilungsschritt in der Sporenmutterzelle statt.

Nun begann ein äußerst verdienstliches Suchen nach den Reduktionsteilungen auch bei den Algen, besonders YAMANOUCHI, LEWIS, WILLIAMS, SVEDELIUS, KYLIN, HOYT, GEORGEWITSCH studierten Florideen, Dictyotaceen, Fucaceen und andere, sie fanden die Reduktionsteilung in den Tetrasporen der beiden erstgenannten und bestimmten danach die Generationen, indem sie alles Haploide als Gametophyten, alles Diploide als Sporophyten bezeichneten. So kamen sie dazu (**2,** 431), bei den Florideen die Karposporen sowohl als auch die Tetrasporen dem (diploiden) Sporophyten zuzuzählen.

Diese Art, die Dinge zu beurteilen, rief manchen Widerspruch hervor. Man hatte die Untersuchungen von MARSCHALL kennen gelernt, in welchen tetraploide Mooskapseln erzogen wurden, man wußte, daß bei Farnen ebenfalls die ganzen Chromosomenzahlen im Versuch umgeworfen werden können. Deswegen lehnten GOEBEL, WINKLER u. a. den STRASBURGERischen Standpunkt für die eben erwähnten Gruppen ab und ich habe in meinen Besprechungen der algologischen Arbeiten immer wieder betont, daß die getroffenen Unterscheidungen nicht gangbar seien, daß die Reduktion der Chromosomenzahl bei den Algen mit dem Generationswechsel gar nichts zu tun habe. Jener Prozeß sei durch den Sexualakt unabwendbar bedingt, aber die Alge vollziehe ihn an einer Stelle im Entwicklungszyklus, die nicht überall die gleiche sei.

Wir drängten auf die Untersuchung einfacher Florideen, die keine Tetrasporen besitzen. SVEDELIUS unternahm sie in erster Linie und fand bei Scinaia die Reduktion an einer Stelle, die vielen jedenfalls unerwartet war, nämlich bei der ersten Teilung der Zygoten. Jetzt schlug die Meinung bei vielen Gelehrten um, vor allem wurde man sich in weiten Kreisen klar, daß Haplophase und Diplophase (MAIRE) nicht die Generationen anzeigen, und daß man den Generationswechsel unweigerlich unterscheiden müsse von dem Kernphasenwechsel (RENNER). Beide können zusammenfallen (Archegoniaten), müssen es aber durchaus nicht.

Die Arbeit von SVEDELIUS löste eine große Anzahl von Schriften aus, welche sich mit dem Generationswechsel teils experimentell, teils nur theoretisch befaßten. Es ist ganz unmöglich, sie an dieser Stelle alle zu berücksichtigen; ich nenne BONNET, BOWER, BUDER, HARTMANN, JANET, KYLIN, LOTSY, LEWIS, RENNER, ROSENVINGE, HOYT, CLAUSSEN, FRITZ JÜRGEN MEYER, DAVIS, TISCHLER, MAIRE, GOELDI und FISCHER, PIROTTA, CAVERS.

Keine von diesen Arbeiten hat mich veranlaßt, meinen alten Standpunkt wesentlich zu ändern, das um so weniger, als die oben genannten Forscher sich mehr oder weniger meinen Auffassungen genähert haben. Natürlich habe ich aber auch Wertvolles aus ihnen entnommen.

Was ich früher sagte und was ich in den folgenden Zeilen ausführe, ist nicht neu. Zwar hatte ich mir bereits für die erste Auflage des Buches manches zurechtgelegt, ehe ich alle Literatur kannte, aber der Grundgedanke unserer Auffassung ist schon von SACHS (1874) vertreten worden, später besprach BOWER (1890 u. folg.) unabhängig von der gleichzeitig gedruckten Arbeit VAIZEYs die Dinge besonders klar. DAVIS und LOTSY haben dann die Sache kurz dargestellt, zum Teil auf Grund meiner Befunde an den Florideen. Schon vorher hatten CELAKOWSKY und VINES die Frage behandelt, ersterer nicht ohne Wechsel in der Auffassung. Immerhin stammt von ihm der Ausdruck „anti-

thetischer“ und „homologer“ Generationswechsel. Mit ersterem Ausdruck bezeichnet Celakowsky das, was wir sonst einfach Generationswechsel nennen; unter letzterem versteht er in gewissem Sinne Nägelis Wiederholungsgenerationen, d. h. die wiederholte Erzeugung gleichartiger Individuen (Gametophyten) aus Zoosporen, wie sie bei Vaucheria usw. vorkommt. Die scharfe Scheidung, welche jene Autoren durchführten, ist zweifellos richtig, nur scheint mir die Konsequenz zu verlangen, daß man den Begriff des homologen Generationswechsels einfach fallen lasse und von potentiellen (Vines) oder fakultativen (de Bary) Gametophyten rede. Will man aber andere Worte und Bezeichnungen haben, so scheint mir Strasburgers Vorschlag besser, nämlich zu sprechen von heterogenem und von homogenem Generationswechsel.

De Bary gab (1884) eine Darstellung des Generationswechsels bei Thallophyten, welche sich dem Inhalte nach im wesentlichen mit unseren Ausführungen oben deckt, nur will er das Wort Generationswechsel nicht in dem eingeschränkten Sinne gebrauchen wie Sachs, sondern darunter auch den „homologen“ Generationswechsel einbeziehen. Nägeli geht noch weiter und bezeichnet sogar die Sexualorgane als eine besondere (androgyne) Generation.

Sachlich am weitesten weicht Pringsheims Ansicht von der unserigen ab, er vernachlässigt den Sporophyten erheblich, sieht in ihm nur gleichsam ein Anhängsel an den Gametophyten und findet den Generationswechsel in dem rhythmischen Wechsel sporen- und gametentragender Individuen. Ihm dürften nur wenige gefolgt sein, immerhin stimmte z. B. Čelakowsky ihm später bei.

Klebs hat auf Grund seiner bekannten Versuchsresultate an verschiedenen Algen dem Generationswechsel für viele Fälle die Bedeutung abgesprochen. Darin kann ich ihm nicht ganz folgen. Gerade in dem von ihm erbrachten Nachweis, daß zoosporentragende Fäden in der Kultur später zur Gametenbildung genötigt werden können, sehe ich eine Stütze meiner Auffassung, und im übrigen widersprechen seine Resultate den hier vertretenen Annahmen nicht. Freilich hat ja vielleicht die ganze Diskussion insofern keine so große Bedeutung, als man sich über die Tatsachen meistens einig ist; allein es scheint mir doch wichtig, hervorzuheben, daß zwischen Archegoniaten und Algen weitgehende Analogien bestehen, ob auch Homologien, mag dahingestellt sein.

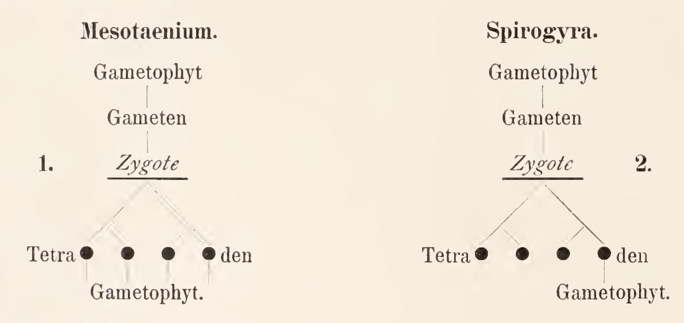
In großen Gruppen von Algen ist ein Generationswechsel nicht oder kaum erkennbar. Von Dasycladus, Codium, Bryopsis kennen wir nur Sexualpflanzen. Die Zygote liefert, soweit bekannt, alsbald wieder einen Gametophyten und nichts anderes. Dasselbe darf man im wesentlichen für die Characeen behaupten, denn man wird sich kaum entschließen, Vorkeim und wirtelig verzweigte Sprosse als verschiedene Generationen zu betrachten, wie das freilich gelegentlich geschehen ist.

Auch die Konjugaten darf man trotz scheinbarer Differenz hierher rechnen. Für die fädigen Zygnemeen springt das ja ohne weiteres in die Augen; weniger für die Desmidiaceen. Allein es ist doch wohl irrelevant, ob die aus einer Zygote durch wiederholte Teilung gebildeten Zellen sofort oder erst später den Zusammenhang verlieren. Immerhin ist es möglich, daß sie schon zur nächsten Gruppe gerechnet werden müssen (Davis, Lotsy, Renner).

Von Zygnemaceen, Siphoneen usw. weichen nun die Hydrodictyaceen, Ulotrichaceen, Sphaeropleaceen, Oedogoniaceen, durch die Schwärmer bzw. Zellen ab, welche aus der keimenden Zygote in Mehrzahl hervorbrechen, um

später einzeln zu Fäden resp. Netzen auszuwachsen. Biologisch geredet, ist das ein verbesserter Fortpflanzungsmodus, weil aus der Zygote statt des einen Individuums sofort deren mehrere gebildet werden, die zudem noch in der Lage sind, geeignete Substrate zu wählen.

Wo man in den vorerwähnten Gruppen die Kernteilungen studieren konnte, zeigte sich die Reduktion der Chromosomenzahlen in dem Augenblick, in welchem die Zygote zu keimen beginnt, d. h. beim ersten Teilungsschritt des Zygotenkernes. Bei Mesotaenium ist das besonders deutlich; hier folgt auf die erste bald eine zweite, aber normale Mitose, und dann verlassen vier Keimlinge die Mutterzelle (Schema 1). Bei den Desmidiaceen gibt es die gleichen Teilungen, aber nur zwei Keimlinge erblicken das Licht der Welt, bei Spirogyra endlich ist es genau so, aber es wird nur ein Keimling entwickelt, drei Kerne gehen zugrunde (Schema 2). Ganz ähnlich ist es bei den Characeen; hier wie bei den vorerwähnten Gattungen kann man die ersten Teilungen in der keimenden Zygote als eine Tetradenteilung ansehen. Auch bei Chara aber entwickelt sich nur eine der Vierlingszellen weiter. Die Siphoneen, Oedogonien, Sphaeroplea u. a. sind nicht auf ihre Mitosen untersucht. Nach allem, was bisher vorliegt, kann man wohl annehmen,




daß auch bei ihnen die keimende Zygote die Reduktion bringt. Auffallend ist ja bei ihnen ebenfalls die Vierteilung, mögen nun alle diese Zellen am Leben bleiben oder zugrunde gehen. Überall wird die Diplophase durch eine Zelle — die Zygote — repräsentiert (Schema 3). Wenn die Zygoten von Oedogonium, Sphaeroplea u. a. bei der Keimung nicht direkt zum Faden auswachsen, so wird damit vielleicht ein neues Glied in den Entwicklungsgang eingeschaltet, und wenn man will, könnte man das als die erste Andeutung einer neuen Generation betrachten. Die Auffassung ist freilich bestreitbar und wird auch z. B. von Renner beanstandet. Immerhin könnte man darin einen ersten Hinweis auf Coleochaete sehen. Hier schiebt sich zwischen je zwei Gametophyten der bekannte kugelige Körper mit seinen festen Zellulosewänden ein. Ihn darf man wohl als besondere Generation, als Sporophyten respektieren. Er entleert aus jeder Zelle eine Karpozoospore (Schema 4), und dadurch weicht er von den einfachsten Sporogonen der Moose — auch von denen der Riccia — ab, die ja alle neben den fertilen sterile Zellen aufweisen. Allen verlegt die Reduktion in den ersten Teilungsschritt der Zygote, und das bezweifelt wohl heute niemand mehr, obwohl auch damit eine Abweichung von den Moosen feststeht. Uns stört das nicht, denn

wir sehen hier zum erstenmal, daß der Phasenwechsel nicht mit dem Wechsel der Generationen zusammenfällt.

Dasselbe ist nun sicher der Fall bei den einfachen sogenannten haplobiontischen Florideen aus den Gruppen der Nemalionales und der Cryptonemiales. Schon DE BARY hat bei ihnen eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche Generation unterschieden und wir wissen, daß der Sporophyt in jenen Familien oft erhebliche Dimensionen erreicht, ja, daß er sich nach Art der Moose und Farne vielfach zu Ernährungszwecken in den Auxiliarzellen verankert. Im Gegensatz zu den Archegoniaten aber ist der Sporophyt haploid, er hat wie Spirogyra, Coleochaete u. a. nur eine ganz kurze diploide Phase; gleich bei der Teilung der Zygote vollzieht sich Reduktion und Tetradenteilung und nur eine von den Vierlingszellen wächst zu den sporogenen Fäden aus (Schema 5).

Wäre nun im Entwicklungsgange der Algen nur das vorhanden, was wir bislang besprachen, dann würde unsere Auffassung wohl auf ziemlich allgemeinen Beifall zu rechnen haben, allein es treten neben den Karposporen usw. in größter Zahl noch andere Organe unge-

**Oedogonium.**

Gametophyt

Ei Spermatozoid

3. *Zygote*

Tetra● ● ● ●den

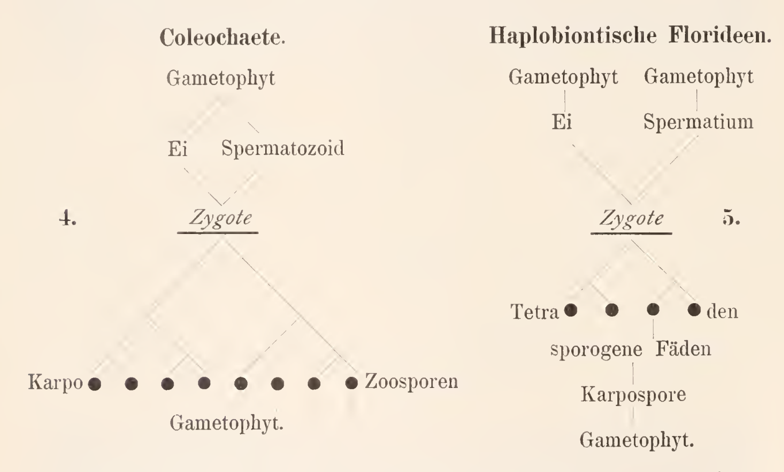
Gametophyt.

schlechtlicher Fortpflanzung auf, die wir nunmehr behandeln müssen. Vorher aber greifen wir auf die Archegoniaten zurück. Man weiß, daß viele von ihnen sich mehr oder weniger lange mit der Produktion nur einer der beiden Generationen begnügen können. Diese Möglichkeit wird gewährt durch die bekannten Brutknospen usw., mit deren Hilfe ja Leber- und Laubmoose die Ausbildung des Sporophyten, Farne die Entstehung des Gametophyten äußerst weit, ja gelegentlich fast bis ins Unendliche (z. B. Lunularia) hinausschieben können. Bei alledem bleibt natürlich der aus Brutknospen immer wieder erzeugte Körper je nach dem Einzelfall Gametophyt (Moose) oder Sporophyt (Farne), und zwar bleibt er das nicht bloß in unserer Vorstellung und dem Begriff nach, er bleibt es auch in der realen Wirklichkeit; denn wenn geeignete Bedingungen zusammentreffen, ist er jederzeit befähigt, die ungleichnamige Generation zu liefern, und BOWER hat nicht mit Unrecht für diese Fälle von potentiellen Gametophyten resp. Sporophyten gesprochen; DE BARY hat ähnliches mit dem Worte fakultativ angedeutet.

Wo Brutknospen gebildet werden, spricht man von ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen. Das ist nicht gerade unrichtig, aber

auch nicht zweckmäßig, denn die Körper, welche uns unter diesem Namen entgegentreten, sind nicht unter sich homolog und haben, bei Licht besehen, gar nichts mit den ungeschlechtlichen Sporen der Moose und Farne zu tun. Man wird deswegen gut tun, scharfe Scheidung zu treffen und die normalen Sporen des Sporophyten, die ja unbedingt aus Sexualorganen entspringen müssen resp. auf diese zurückgehen, als Karposporen zu bezeichnen, während man die Brutzellen und ähnliches als Nebenfruchtformen auffaßt; das hat seine Berechtigung schon deswegen, weil die Nebenfruchtformen der Archegoniaten recht verschiedenen Ursprunges sein können; vermögen doch Moose sich sowohl aus dem Protonema, als auch aus den Blättern usw. „ungeschlechtlich" fortzupflanzen. Dies alles aber legt die Vermutung nahe, daß jene Nebenfruchtformen sich erst in relativ späten Entwicklungsperioden unabhängig voneinander herausgebildet haben.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Nebenfruchtformen der Archegoniaten und die aus diesen hergeleiteten Bildungen dieselben




Chromosomenzellen besitzen wie die Gametophyten bzw. Sporophyten, von welchen sie abstammen.

Nun zurück zu den Algen. Vaucheria kann sich unter gewissen Bedingungen ebenso verhalten wie Codium oder Dasycladus, d. h. sie vermag aus ihren Oosporen immer wieder direkt Gametophyten zu erzeugen, und von einigen Arten dieser Gattung ist auch nichts anderes bekannt; aber das muß nicht so sein, vielmehr treten an anderen Arten die bekannten Zoosporen in die Erscheinung; und im Freien wie in vielen Kulturen ist es Regel, daß an den nämlichen Fäden zuerst Zoosporen, später Sexualorgane entwickelt werden. Freilich wissen wir durch die Untersuchungen von Klebs, daß auch große Reihen von Individuen nacheinander nur mit Hilfe von Zoosporen entstehen können, ohne daß sich Sexualorgane zeigen.

Wie sind die Vorgänge zu verstehen? Nun, kaum anders als bei Lunularia, Marchantia u. a. Die Zoosporen entsprechen den Brutknospen dieser Moose, und wie letztere dort bald fehlen, bald in riesigen Mengen

entwickelt sein können, so auch hier. Das will aber sagen, daß alle Fäden der Vaucherien als Gametophyten aufzufassen sind; real oder potentiell sind sie alle imstande, Sexualorgane zu liefern, und nur die Lebens- und Kulturbedingungen schieben im Einzelfalle den Geschlechtsakt unendlich weit hinaus. Selbstverständlich ist es, daß man mit dieser Auffassung der Zoosporen nicht bei den Vaucherien Halt macht, sondern daß man versucht, sie auf alle Algengruppen auszudehnen. Und ich wüßte auch nicht, weshalb man z. B. nicht die Volvocinen, Chaetophoren, ja zum Teil auch die Protococcoideen, die Ectocarpaceen usw. den Vaucherien an die Seite stellen sollte.

Die bislang erwähnten Gruppen sind solche, bei welchen, wie wir sahen, ein Sporophyt in unserem Sinne fehlt; fast selbstverständlich ist es, daß auch die Familien sich anschließen, bei welchen außerdem noch ein solcher existiert, mag er rudimentär oder hoch entwickelt sein. Hydrodictyaceen, Oedogoniaceen und Coleochaeten wollen nicht anders beurteilt sein wie Vaucheria; die aus den Zellen des Gametophyten entstehenden Zoosporen entsprechen denen von Vaucheria und demgemäß den Brutknospen usw. der Moose.

Die vorstehenden Überlegungen lassen sich mit SACHS unschwer auf viele Pilze übertragen — man denke nur an Ascomyceten usw., und sie gelten auch sicher für die einfachen Florideen (Nemalionales, u. a.), bei welchen Mono- oder Tetrasporen mit oder vor den Sexualorganen auf dem gleichen Individuum gebildet werden. Sie entstehen ohne Reduktion, und das ist nicht anders, wenn bei den höheren Florideengruppen Tetra- oder Monosporen scheinbar ungesetzmäßig auf Geschlechtspflanzen zum Vorschein kommen.

Bei den Florideen hat man sich längst daran gewöhnt, die gemeinen Sporen (Tetra- resp. Monosporen) von den Karposporen scharf zu scheiden, und das ist auch ebenso notwendig wie die Trennung der Brutknospen und Zellen von den Sporen der Moose und Farne. Bei den niedriger stehenden Algen, die wir oben erwähnten, ist diese Unterscheidung aber meistens vernachlässigt, und doch entsprechen die Schwärmer, welche aus den Zygoten der Oedogonien, Coleochaeten und Hydrodictyaceen usw. hervorgehen, den Karposporen der Florideen, ebenso wie den Sporen der Archegoniaten, würden also wohl am einfachsten als schwärmende Karposporen oder als Karpozoosporen bezeichnet; sie haben mit den üblichen Zoosporen, die aus den Fadenzellen hervorgehen, recht wenig zu tun, obwohl sie in der Gestaltung fast identisch sind. Aber das letztere beweist kaum etwas, denn Mono- und Karposporen von Chantransia oder Batrachospermum sind im isolierten Zustande ebenfalls schwer unterscheidbar, und doch ist man über ihre Natur niemals im Zweifel gewesen.

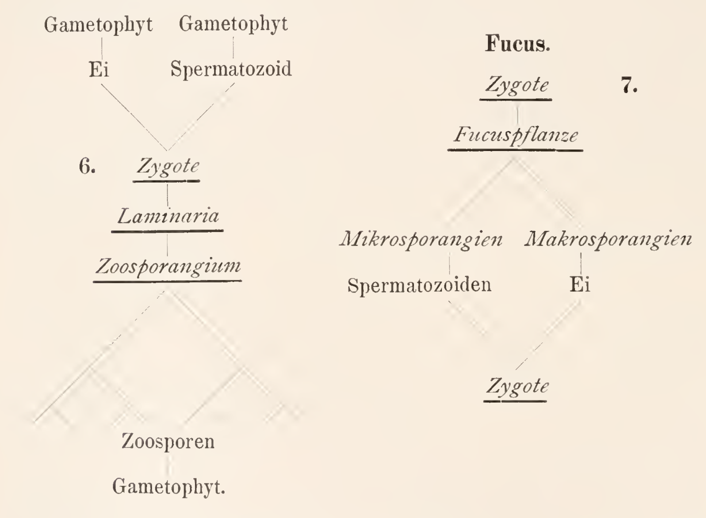
Statuieren wir den Wechsel eines Gametophyten und eines Sporophyten bei den höher entwickelten Algen, so soll damit noch nicht gesagt sein, daß auch alle die erwähnten Formen eine Verwandtschaft zu den Archegoniaten verraten. Wie die Sexualität vermutlich wiederholt und selbständig in verschiedenen Gruppen niederer Gewächse herausgebildet wurde, ebenso kann in differenten höheren Familien sich die Ausgestaltung zweier Generationen selbständig vollzogen haben.

Wo aber eine zweite Generation vorhanden ist, wird man mit BOWER u. a. annehmen dürfen, daß sie nachträglich eingeschaltet wurde

und sich aus kleinen Anfängen heraus entwickelt habe, etwa aus solchen, wie sie bei Oedogonium, Sphaeroplea u. a. vorliegen.

Weniger wahrscheinlich dürfte eine andere Annahme sein, die mehrfach auftaucht und die an PRINGSHEIM anschließt. Danach waren ursprünglich Sporophyt und Gametophyt gleich gestaltet, der erstere wurde aber vielfach reduziert. Für Dictyota wäre eine solche vielleicht zutreffend.

Bislang hatten wir es stets mit haploiden Sporophyten zu tun, wir gehen jetzt zu den Formen über, bei welchen diese Generation diploid ist. Den Typus hierfür bilden die Laminariaceen. Der Generationswechsel gleicht dem der Farne, der kleine Gametophyt erzeugt die großen Laminariapflanzen, die unweigerlich den Sporophyten darstellen. Alles spricht dafür, daß dieser diploid sei und die Reduk-



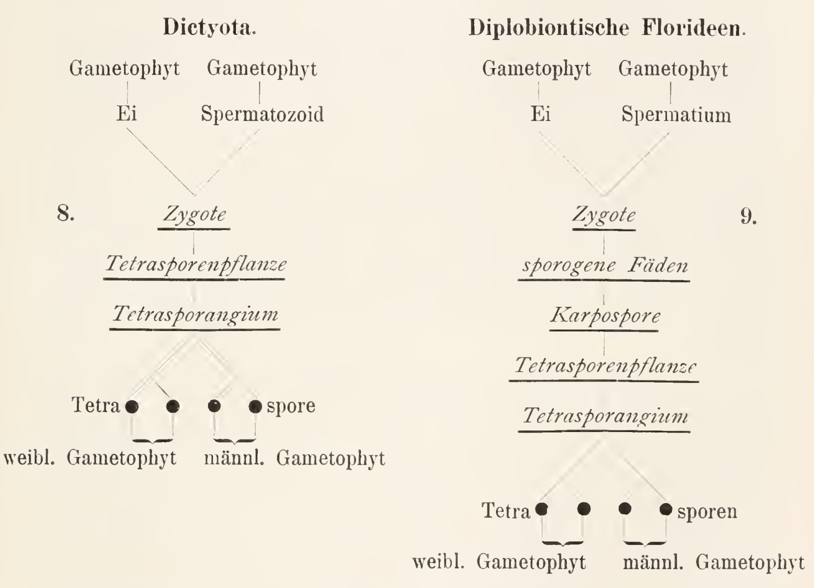

tion in den Zoosporangien bei der Bildung der ungeschlechtlichen Schwärmer vornehme (Schema 6).

Folgen wir — gewiß mit Recht — KYLIN, so würden wir hier die Fucaceen anschließen. Sie klingen an die Blütenpflanzen an; die Geschlechtspflanze ist völlig reduziert und so unselbständig, daß sie nur noch in den Oogonien und Antheridien ihr Dasein fristet. Die ganze Fucuspflanze ist haploid, die Reduktion erfolgt beim ersten Teilungsschritt, der zur Bildung der Gameten führt. Konsequenterweise darf man den Behältern, in welchen diese entstehen, kaum noch den Namen von Oogonien und Antheridien geben. Will man KYLINs Annahme nicht anerkennen, so muß man schließen, daß die Fucuspflanzen einen diploiden Gametophyten darstellen. Das scheint mir aber nicht ganz den Tatsachen gerecht zu werden (Schema 7).

In der Familie der Dictyotaceen und Cutleriaceen sind die natürlich haploiden Geschlechtspflanzen gut entwickelt. In der Zy-

gote findet keinerlei Reduktion statt, und deshalb sind die ganzen aus ihr erwachsenden Tetrasporenpflanzen diploid. Sie gleichen völlig den Sexualpflanzen im Bau, aber sie produzieren Tetrasporen und vollziehen die Reduktion bei der ersten Teilung im Tetrasporangium. Da männliche und weibliche Organe scharf getrennt auf verschiedenen Individuen stehen, haben wir dreierlei Exemplare: männliche, weibliche und ungeschlechtliche. Nach HOYT gehen auch im Versuch aus den Tetrasporen nur Geschlechtspflanzen, aus den Zygoten nur Tetrasporenpflanzen hervor (Schema 8).

Im Prinzip ist es genau so bei den Cutleriaceen. Bei Zanardinia sind die haploiden Geschlechtspflanzen den diploiden Individuen mit Zoosporangien völlig gleich, bei Cutleria sind ganz bedeutende Verschiedenheiten gegeben. Die diploide Aglaozonia mit den Sporangien




sieht ganz anders aus als die haploide Cutleria, die übrigens, wie Dictyota, männliche und weibliche Individuen scharf unterscheiden läßt. Wir konnten aber zeigen, daß Aglaozonia wahrscheinlich eine durchaus sekundäre Bildung ist, herzuleiten von aufrechten Sprossen, die echten Cutlerien gleichen. YAMANOUCHI fand die Reduktion in den Zoosporangien beim Beginn der Schwärmerbildung.

Es liegt am nächsten, die haploide Phase der eben behandelten Familien als den Gametophyten, den diploiden Zustand als den Sporophyten anzusprechen und sich klar zu machen, daß hier die beiden Generationen ausnahmsweise untereinander völlig gleich sind, oder erst sekundär abweichend ausgestaltet wurden. Allein, es ist das nicht die einzig mögliche Annahme. Unter den Einwirkungen der Umwelt kann aus einer Cutleria wieder eine Cutleria, aus einer Aglaozonia

wieder eine Aglaozonia werden, und wenn das der Fall, wird man vielleicht schließen müssen, daß in der Aglaozonia doch wohl auch ein fakultativer (potentieller) Gametophyt stecken möchte. Und da die Tetrasporenpflanzen der Dictyoten den geschlechtlichen Individuen auf ein Haar gleichen — wenigstens äußerlich — könnte man auf den Gedanken kommen, daß die ersteren doch auch, theoretisch wenigstens, in der Lage sein möchten, gelegentlich Gameten zu erzeugen. Die Sachen sind nicht spruchreif, weil bislang nicht feststeht, wie sich die Kerne benehmen, wenn bei den Cutlerien der sogenannte Generationswechsel unterbleibt.

Noch verwickelter sind die diplobiontischen Florideen. Wie bei den Dictyotaceen und Cutleriaceen, sind männliche, weibliche und Tetrasporenpflanzen zugegen, aber aus der Zygote erwächst nicht sofort die letztere, sondern aus ihr entwickeln sich die sporogenen Fäden mit den Karposporen. YAMANOUCHI wies wohl zuerst sicher nach, daß die Reduktion in den Tetrasporangien erfolgt. Haploid sind sonach die Geschlechtspflanzen, diploid nicht nur die sporogenen Fäden (Schema 9) mit den Karposporen, sondern auch die Tetrasporenpflanzen. Das war ein Grund für viele Forscher (YAMANOUCHI, SVEDELIUS u. a.), die Haplophase als den Gametophyten, die Diplophase als den Sporophyten zu bezeichnen; sie glaubten dazu um so mehr im Recht zu sein, als ja durch Aussaaten ein regelmäßiger Wechsel zwischen den Geschlechtspflanzen und den Tetrasporenpflanzen wenigstens bei gewissen Formen nachgewiesen wurde. Ich meinerseits habe diese Auffassung immer bekämpft, für mich ist, wie für alle Forscher, die Haplophase der Gametophyt, die diploiden sporogenen Fäden mit den Karposporen sind der Sporophyt, die Tetrasporen aber sind als Nebenfruchtformen von den Gametophyten getrennt und auf besondere Individuen verlegt worden.

Es schien mir nicht schwierig, anzunehmen, daß z. B. bei den Rhodomeleen nicht bloß eine Differenzierung des Gametophyten in Männlein und Weiblein Platz gegriffen habe, sondern auch eine Heraushebung der Tetrasporen. Die erstere ist in Gestalt der Diözie in anderen Pflanzengruppen ja häufig genug. Mit diesem Vorgange Hand in Hand muß dann eine Verschiebung der Reduktionsteilung in die Wege geleitet sein, sie wurde dorthin gebracht, wo eine Tetradenteilung ohnehin die Regel bildet. Nachdem SVEDELIUS die Vorgänge bei Scinaia geklärt, nimmt auch er den alten, recht extremen Standpunkt nicht mehr ein, unsere Auffassungen dürften sich erheblich genähert haben. Ein gewisses Bedenken könnte für manche in dem Umstande liegen, daß die Tetrasporen so regelmäßig mit den Geschlechtspflanzen abwechseln. Allein, wenn die männlichen und weiblichen Individuen in konstanten Zahlenverhältnissen auftreten, weshalb sollen die Tetrasporenpflanzen das nicht auch tun. Zudem werden — neuerdings von ROSENVINGE — so viele Abweichungen von jener Regel angegeben, daß diese Frage wohl noch erneut geprüft werden muß. Und nicht bloß die Zahlenverhältnisse weichen ab. Wir kennen zahlreiche Fälle, in welchen keimfähige Sporen auf den Geschlechtspflanzen erzeugt werden, auch solche, die sich, wenn auch wohl ohne Reduktion, teilen wie die Tetrasporen (s. z. B. Polysiphonia bei GOEBEL, bei RIGG und DALGITY usw.), ja, es wird von LEWIS die Anwesenheit von Sexualorganen auf Tetrasporenpflanzen von Spermothamnion angegeben. Selbst wenn

jene nicht funktionsfähig sind, scheinen sie mir deutlich darauf hinzuweisen, daß ein potentieller Gametophyt vorliegt.

In gewissen Gruppen der Florideen erscheint die ungeschlechtliche Generation zeitweilig auf eine kleine Zelle reduziert, die in der Auxiliarzelle gleichsam untertaucht, um freilich alsbald in ihr eine energische Tätigkeit zu entfalten. Ich meine, daß durch diese Ereignisse unsere Auffassung jenes Gebildes als eines Sporophyten, vergleichbar allen anderen, nicht erschüttert werden kann, und ich glaube dies ausdrücklich betonen zu sollen, weil KLEBS den von mir beobachteten Tatsachen eine etwas andere Deutung gegeben hat. Er meint, die sporogene Zelle, z. B. von Callithamnion, rege die Auxiliarzelle zu weiterer Entwicklung an, und deshalb seien dort wie in ähnlichen Fällen die Karposporen das Produkt der Mutterpflanze. Daraus wird dann gefolgert, daß eigentlich kein richtiger Generationswechsel vorliege.

Da der Kern der Auxiliarzelle beseitigt wird, ehe die Entwicklung des Sporophyten beginnt, kann ich mir nicht ganz vorstellen, wie jene Zelle zur normalen Weiterentwicklung ohne ihren „angestammten“ Kern befähigt sein soll. Die Annahme eines „Parasitierens“ der sporogenen auf resp. in der auxiliaren Zelle liegt, für mich wenigstens, sehr viel näher.

Die sporogenen Fäden und deren Produkte sind, wie wir oben dargetan haben, bei den Haplobionten unter den Florideen haploid, bei den Diplobionten diploid. Diese große Verschiedenheit mag die Frage nahe legen, ob diese Gruppen überhaupt zusammen passen, ob sie nicht in ganz verschiedene Verwandtschaftskreise gehören. Ernsthaft bejaht ist letzteres wohl niemals worden, und wenn das der Fall, dann müssen wir sagen, daß die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen weder für die Abstammung noch für die Frage des Generationswechsels ausschlaggebend sein können.

Bestätigt wird dies durch die Diatomeen. Die pennaten Formen sind ihr ganzes Leben hindurch diploid, nur unmittelbar vor der Befruchtung vollzieht sich die Reduktion derart, daß nur die Gameten als ganz kurze haploide Phase zwischen die Massen der diploiden Zellen eingeschaltet sind. Damit stehen diese Diatomeen im scharfen Gegensatz zu den Konjugaten, Siphoneen, Ulotrichaceen usw., die alle sicher oder mutmaßlich allein in der Zygote eine diploide Phase aufweisen. Sie kontrastieren aber auch mit den zentrischen Diatomeen, denn diese verhalten sich hochwahrscheinlich genau so wie die Konjugaten. Mehr noch als bei den Rhodophyceen kann an dieser Stelle die Frage gestellt werden, ob die beiden Gruppen wirklich miteinander verwandt sind. Auch hier neigt man allgemein dazu, die Frage zu bejahen und gleichzeitig den Chromosomenzahlen ihre Bedeutung in dem hier behandelten Sinne abzusprechen.

## 7. Experimentelles zur Fortpflanzung.

In alter Zeit haben sich die Algologen oft über die Launenhaftigkeit gewundert, mit welcher die Fortpflanzungsorgane bei den Algen zum Vorschein kommen. Zwar erkannte man bald, daß die Außenwelt bei jenen Vorgängen ein gewichtiges Wort mitrede, brachte auch in einzelnen Fällen die Faktoren heraus, welche gewisse Prozesse bedingen, allein konsequent und mit durchschlagendem Erfolg wurden diese Phä-

nomene kaum je experimentell behandelt. Erst KLEBS machte damit den Anfang, ihm folgten andere Forscher.

Zahlreiche Experimente ergaben die prinzipiell wichtige, allerdings auch längst geahnte Tatsache, daß Fäden und Hyphen von nicht wenigen Algen und Pilzen zum mindesten einige Jahre leben und wachsen können, ohne irgendwelche Fortpflanzungsorgane zu erzeugen; vorausgesetzt, daß sie unter gewissen, annähernd konstant bleibenden Bedingungen gehalten werden. Grundsätzlich dasselbe ist es, wenn Desmidiaceen, Protococcoideen u. a. sich durch einfache Teilung schier ins Ungemessene vermehren, ohne irgendeinen anderen Fortpflanzungsmodus zu zeigen, oder wenn Chlorella u. a. unausgesetzt Aplanosporen in die Erscheinung treten lassen. Zwanglos reihen sich daran Chlamydomonaden und einfache Volvocales, welche immer wieder Schwärmer bzw. junge Kolonien aus jeder Zelle hervorbringen können, hat doch HARTMANN Eudorina veranlassen können, rund 550 Generationen von solchen Gebilden nacheinander und auseinander immer in derselben Weise zu erzeugen.

In jenen Fällen erscheinen in den Kulturen nicht alle Gestalten, die zu produzieren der jeweils behandelte Organismus fähig ist; sollen sie sämtlich zur Geltung kommen, so bedarf es einer Veränderung in der Umgebung. Wenn Vaucherien unter bestimmten Bedingungen nur Fäden, wenn Chlamydomonaden nur Schwärmer bilden usw., so kann man sich mit GOEBEL wohl vorstellen, daß unter den künstlich geschaffenen Bedingungen eine Hemmung in der Gesamtentwicklung einsetzt, eine Veränderung in der Umwelt würde diese Hemmung lösen und nun weitere Formen der Fortpflanzung oder des Wachstums zur Geltung kommen lassen. Aber man kann auch sagen — und dazu neigte wohl KLEBS —, daß die äußeren Veränderungen Anlagen wecken, welche in jeder Zelle der Algen schlummern. Mir scheint, die beiden Ausdrucksweisen seien prinzipiell nicht so sehr verschieden, daß sich eine eingehende Erörterung an dieser Stelle lohnte.

Mag dem sein, wie ihm wolle, man kann eine vegetative Periode als eine Vorstufe für besondere Fortpflanzungserscheinungen herausschälen, mögen diese nun geschlechtliche oder ungeschlechtliche sein. Die Natur oder der Experimentator hat es dann in der Hand, die vegetative Periode abzukürzen oder zu verlängern, die Fortpflanzungserscheinungen ganz in den Vordergrund oder völlig in den Hintergrund treten zu lassen.

Das ist nun freilich nicht ganz so einfach, als es nach den wenigen Worten hier scheinen möchte, denn es greifen die verschiedensten Faktoren oft recht bunt und fast unlösbar ineinander. Immerhin erscheint die Periode des Wachstums (die vegetative) als eine Vorstufe für die Fortpflanzung, und es ergab sich in zahlreichen Versuchen, daß es keineswegs bedeutungslos ist, unter welchen Bedingungen jene verlebt wurde. Von der Art und Weise, wie die Außenwelt während derselben auf die Algen gewirkt hat, hängt es ab, wie sie später bei einer im umgebenden Medium eintretenden Veränderung reagieren, d. h. gewisse *Vorbedingungen* führen die Reizbarkeit der Algen in einer bestimmten Richtung herbei und entscheiden darüber, ob überhaupt, ob durch *diesen* oder *jenen* Faktor die *Auslösung* der Fortpflanzungsprozesse möglich werde.

So wird es für den Experimentator erforderlich, das Vorleben seiner Versuchspflanzen genau zu prüfen und richtig zu beurteilen. Schon

geringe Unterschiede in den Kulturen führen oft große Ausschläge bei den nachfolgenden Experimenten herbei; z. B. gibt FREUND an, daß Oedogonien, welche in Brunnenwasser gehalten wurden, ganz anders reagieren als solche, die sich vorher in destilliertem Wasser befanden.

Die vorbereitenden Faktoren auf der einen, die auslösenden auf der anderen Seite aber sind in der Regel, und besonders im Freien, dieselben, welche auch sonst das Leben der Organismen fundamental beeinflussen, also Wärme, Licht, Sauerstoff, sonstige chemische Agentien usw. So ist es denn auf Grund dessen, was wir vom Getriebe in der Zelle wissen, nicht verwunderlich, daß im gleichen Versuch das nämliche Agens verschiedene Wirkungen entfaltet; die Temperatur z. B. ermöglicht ganz allgemein die Lebensvorgänge, wirkt aber auch in gewissen Fällen als spezifischer Reiz für die Zoosporenbildung; das Licht schafft allgemein Nährmaterial, reizt aber daneben spezifisch zur Entwicklung von Sexualorganen usw. Dabei ist aber mit KLEBS zu konstatieren, daß die Wirkungsgrenzen dieser und anderer Faktoren für die Fortpflanzung enger gezogen sind als für die vegetativen Prozesse. Letztere finden häufig noch statt, wo erstere nicht mehr möglich ist, z. B. vollzieht sich das Wachstum eines Vaucheria-Fadens bei einem Luftdruck von nur 3 mm, während die Fortpflanzung erst bei 40 mm einzusetzen vermag.

Über die angeschnittenen Fragen soll nun im folgenden das Allerwichtigste berichtet werden. Ich lasse zahlreiche Einzelheiten beiseite, verarbeite auch nicht die gesamte Literatur, teils, weil so manches noch ungeklärt ist, teils auch, weil die Angaben sich wiederholen. Ich behandle trotz mancher Bedenken

### a) Zoosporen und Gameten

gemeinsam und ordne die Gegenstände nach den auslösenden Faktoren, weil mir das nach dem heutigen Stande der Untersuchungen am übersichtlichsten erscheint. Besser wird in Zukunft eine Trennung der Ursachen sein, welche Gameten einerseits, Zoosporen andererseits auslösen.

1. Die in Bächen und Flüssen wachsenden Algen, wie Vaucheria, Ulothrix, Oedogonium, auch Stigeoclonium, Draparnaldia, Hydrodictyon u. a., zeigen im strömenden Wasser ausgiebiges Wachstum, bilden aber (mit Ausnahme der Vaucheria sericea) niemals Fortpflanzungsorgane. Diese entstehen erst, wenn man die Algen auf irgendeinem Wege in stehendes Wasser überführt. Im allgemeinen dürften zunächst Zoosporen gebildet werden, Sexualorgane entstehen z. B. bei Vaucheria später, wenn man die Pflanzen sich selber überläßt (in ruhig stehenden Glashäfen usw.). Es ist aber natürlich auch möglich, direkt Antheridien und Oogonien zu erzielen, wenn man die geeigneten Methoden anwendet, von welchen weiter unten noch die Rede sein wird.

Worauf diese Erscheinungen beruhen, ist nicht hinreichend geklärt. Bewegtes Meer- oder Flußwasser wird von ruhig stehendem Kulturwasser der Algen um so verschiedener sein, je länger die Kultur andauert. Die Verschiedenheiten im einzelnen aber sind nicht genügend bekannt, schon deswegen nicht, weil man nicht weiß, ob die Algen außer Sauerstoff noch andere Substanzen in beachtenswerter Menge an das umgebende Medium abgeben. Zweifellos ist aber der Sauerstoffgehalt bewegter Wässer größer als der ruhender, und deshalb hat KLEBS angenommen, daß im sauerstoffreicheren Medium das Wachstum gefördert, beim Übergange

in das O-ärmere Wasser aber derart gehemmt werde, daß nun speziell Zoosporenbildung einsetzen muß. Leider läßt sich die immerhin plausible Hypothese nicht ganz erweisen, es gelang z. B. nicht, Kulturen in ruhigem Wasser dadurch zur Zoosporenbildung zu zwingen, daß man ihnen den Sauerstoff partiell entzog.

Bezüglich der Bildung von Sexualorganen drückt sich KLEBS auch etwas zurückhaltender aus und meint, daß wohl mehrere Faktoren zusammenwirken müssen, und zwar die Veränderung der Bewegung, der Temperatur, der chemischen Beschaffenheit usw.

2. Algen feuchter Standorte, z. B. Vaucheria repens, Protosiphon, Hormidium, Bumilleria, „Protococcus viridis" u. a. werden zu reichlicher Schwärmerbildung angeregt, wenn man die in Luft befindlichen Pflanzen mit Wasser übergießt. Entscheidend ist dabei der plötzliche Übergang; eine ganz langsame Überführung aus einem Medium in das andere wirkt nicht. Überhaupt ist diese Prozedur kein Universalmittel. Viele Algen reagieren nicht darauf (z. B. Conferva), auch wenn sie lange feucht kultiviert wurden.

Im Gegensatz zu solchen Formen pflegen manche Vaucherien (clavata, terrestris) u. a. ihre Sexualorgane in feuchter Luft leichter zu bilden als in Wasser, und für manche andere Arten ist eine solche zum mindesten kein Hemmnis.

Nicht wenige Algen, welche Tümpel, Löcher, Felsen (z. B. Haematococcus), kleine Rinnsale, auch größere Bäche usw. bewohnen, bilden Sexualorgane und ruhende Zygoten, wenn die Wassermassen, in welchen sie leben, eintrocknen, entwickeln aber alsbald wieder vegetative Zellen, wenn sie mit Flüssigkeit überdeckt werden. Die Gründe für das erstere sind besonders unklar. Es könnte wohl die immer konzentrierter werdende Nährlösung die Gametenbildung bedingen; erwiesen ist freilich nichts.

3. Die Temperatur spielt mit Ausnahme einiger gleich zu erwähnender Fälle als auslösendes Agens bei der Bildung von Fortpflanzungsorganen keine nennenswerte Rolle, um so bedeutungsvoller ist sie für die Vorbereitung und für die Ausführung jenes Vorganges in den einzelnen Zellen.

Die Bachalgen sind meistens an niedere Temperaturen angepaßt; so wächst Ulothrix zonata am besten bei Temperaturen unter 15⁰, 15—20⁰ sind schon ungünstig; Zoosporen bilden sich im Eiswasser, und KLEBS sah bei 0—1⁰ die Zoosporenbildung 1—2 Wochen fortdauern, wenn er die Alge aus fließendem in stehendes Wasser überführte.

Andere Algen sind auf höhere Temperaturen gestimmt, besonders die Erdalgen, wie Protosiphon u. a. Gerade für diese hat KLEBS die Temperaturgrenzen festgelegt. Übergoß er in Luft gewachsene Exemplare mit Wasser, so bildeten diese ihre Zoosporen bei 4—6⁰ in 24 bis 48 Stunden, bei 23—26⁰ schon in 2½—3 Stunden. Letztere Grade stellen das Optimum der Temperatur dar. Andere Algen verhalten sich ähnlich; gelegentlich, z. B. bei Conferva und Bumilleria, fand KLEBS bei 20—24⁰ große Launenhaftigkeit, die er ausführlicher bespricht. Die Temperaturen für die Entstehung der Zoosporen pflegen die gleichen zu sein wie für die Bildung der Sexualorgane.

Handelt es sich hier um Vorgänge allgemeiner Art, so kann doch die Temperatur wohl auch spezifisch auf die Reizbarkeit wirken. So

wird nach KLEBS bei Draparnaldia die Fähigkeit zur Zoosporenbildung unterdrückt, wenn man das Pflänzchen bei Zimmertemperatur in kleinen Gefäßen kultiviert; sie wird wiederhergestellt, wenn man die Alge in kühles, fließendes Wasser zurückbringt. Hier ist freilich nicht genau zu übersehen, ob wirklich die Temperatur oder die sonstige Beschaffenheit des Wassers entscheidend ist. Bei Oedogonium diplandrum dagegen scheint es klar, daß ein Aufenthalt in Temperaturen über 10° einen indifferenten Zustand erzeugt.

Plötzliche Temperaturveränderung kann in gewissen Fällen die Zoosporenbildung auslösen; besonders klar sind die Versuchsresultate in dieser Richtung bei Oedogonium diplandrum, bei welchen im Januar Übertragung aus einem kalten Zimmer in ein solches von ca. 15° mit Sicherheit Zoosporen hervorrief. Auch in anderen Fällen kann der Auslösungsprozeß durch rasch gesteigerte Temperatur begünstigt werden; umgekehrt aber ist nur für Bumilleria bekannt, daß eine Herabsetzung der Wärme von 13—17° auf 5—6° zoosporenbildend wirkt.

4. Das Licht muß naturgemäß ein Hauptfaktor im Leben der farbigen Algen sein. Es wirkt so mannigfaltig, daß wir die Sache am besten an einigen Beispielen demonstrieren.

Oedogonium diplandrum stellt den einfachsten Fall dar. Auch nach 14tägigem Aufenthalt im Dunkeln können die Fäden der Alge noch Zoosporen bilden. Die Reizbarkeit geht also dadurch nicht verloren, und es ist ersichtlich, daß die durch das Licht vermittelte Ernährung nur in lockerem Zusammenhang mit der Zoosporenbildung steht. Diese wird erst unmöglich, wenn das Pflänzchen dem Hungertode nahe ist.

Anders Stigeoclonium tenue. Hier ist das Licht für eine kräftige Entwicklung weit notwendiger, und schon nach wenigtägigem Aufenthalt im Dunkeln wird die Alge so geschädigt, daß sie auch keine Zoosporen mehr zu bilden vermag. Man kann zweifeln, ob diese Vorgänge zu der Assimilation in direkter Beziehung stehen, es handelt sich wohl mehr um allgemeine Lebensbedingungen. Stigeoclonium ist eben eine „Lichtpflanze“.

Ulothrix ist ähnlich, sie kränkelt nach kurzer Verdunkelung und hat oft schon nach 24stündigem Aufenthalt im dunklen Raume die Fähigkeit der Zoosporenbildung verloren. Eine spezifische Vorbereitung der Zoosporenbildung durch das Licht liegt auch hier kaum vor, wenn auch die Fähigkeit dazu bei Ulothrix im Dunkeln rascher erlischt als andere Funktionen.

Bei Ulothrix, Stigeoclonium, Oedogonium diplandrum usw. lösen Lichtreize, mögen sie in Verdunkelung oder in Besonnung bestehen, niemals Zoosporenbildung aus. Vergleichen wir aber damit Vaucheria clavata, so liegt die Sache anders. Die Reizbarkeit wird wie bei Oedogonium diplandrum auch durch lange Verdunkelung nicht aufgehoben. Führt man aber im Licht erzogene Kulturen in Dunkelheit über, oder setzt man auch nur die Beleuchtung erheblich herunter, so erfolgt Zoosporenbildung. KLEBS studierte die Vorgänge mit Hilfe von Auerlampen näher und fand u. a., daß nicht der plötzliche Wechsel von Hell und Dunkel wirksam ist, sondern die länger dauernde Entziehung des Lichtes, denn die Zoosporenbildung geht mindestens tagelang fort und hört oft erst auf, wenn die Pflanze an Nahrungsmangel leidet.

Überführung in helles Licht sistiert die Zoosporenbildung wieder.

Oedogonium capillare, Hormidium und Protosiphon verhalten sich ähnlich, auch bei ihnen hemmt ceteris paribus Beleuchtung die Zoosporenbildung, während Verdunkelung sie auslöst. Die Hemmung ist bei Protosiphon so stark, daß am Abend eines hellen Tages nicht immer leicht Zoosporen zu erhalten sind, während solche am Morgen recht bald gebildet werden.

Daran reiht sich dann Bumilleria. Wenn diese während der trüben Wintermonate auf feuchtem Lehm wächst, entstehen Zoosporen beim Übergießen mit Wasser stets, mag man die Kulturen verdunkeln oder am Licht halten. In den hellen Sommermonaten aber hemmt das Licht an Lehmpflanzen die Zoosporenbildung so weit, daß einfache Wasserbehandlung nicht zum Ziele führt, man muß, um Zoosporen zu erhalten, auch noch verdunkeln. Zellen in Nährsalzlösungen verhalten sich ähnlich, sie sind im Sommer soweit reizbar, daß sie auf Belichtung und Verdunkelung direkt reagieren wie Vaucheria.

Wo das Licht bei allen erwähnten Formen entscheidend in die Zoosporenbildung eingreift, hemmt es diesen Prozeß, es tritt aber umgekehrt bei ihnen fast überall als Förderer auf, wenn es sich um Entstehung der S e x u a l o r g a n e handelt.

In Wasserkulturen der Vaucheria repens z. B. erzielt man Antheridien und Oogonien ziemlich sicher, wenn man sie der hellen Beleuchtung am Fenster oder an einer Lampe aussetzt. Das Licht wirkt hier doppelt, nämlich fördernd und auslösend. Die Vorbereitung besteht in der Photosynthese hinreichenden Nährmaterials. Das Vorhandensein eines solchen ist im Gegensatz zur Zoosporenbildung in diesem Falle eine direkte Bedingung, und das ist verständlich, weil ja für Aufspeicherung von Reservesubstanzen in den Oosporen genügende Mengen vorgebildet sein müssen.

Die Auslösung des Bildungsprozesses der Oogonien und Antheridien durch das Licht ist im einzelnen nicht wohl zu definieren; nur so viel ist klar, daß Licht nur für die erste Anlage der fraglichen Organe verlangt wird. Ist diese einmal vorhanden, so erfolgt deren Ausgestaltung und Befruchtung im Dunkeln.

Daß die Auffassung von der doppelten Funktion des Lichtes richtig ist, bestätigen die KLEBSschen Versuche mit 2—4%igen Rohrzuckerlösungen, in welchen die Entstehung der Sexualorgane wesentlich rascher erfolgt (4—5 Tage) als in reinem Wasser. Zunächst hemmt die Zuckerlösung das Wachstum und schafft so günstigere Bedingungen für die Fortpflanzung. Das ist aber für uns nicht die Hauptsache. Kultiviert man die Algen im hellen Licht in Zucker, aber bei Kohlensäureausschluß, so erfolgt auch die Oogonien- und Antheridienbildung. Hier schafft der Zucker all das Nährmaterial, welches sonst durch die Photosynthese geliefert wird und ersetzt so die vorbereitende Arbeit des Lichtes. Die auslösende aber kann er nicht ersetzen, denn Zuckerkulturen im Dunkeln liefern niemals Geschlechtsorgane.

Was die erforderliche Helligkeit betrifft, so gibt KLEBS an, daß Wasserkulturen von Vaucheria bei 25 cm Entfernung von einem Auerbrenner in 10 Tagen Sexualorgane bilden, bei größerer Distanz aber steril bleiben. Zuckerkulturen bilden Oogonien usw. noch in 75 cm Entfernung. Im übrigen spricht das Vorleben gerade hier ein kräftiges Wort mit.

Licht verschiedener Wellenlängen wirkt auch verschieden, doch sind die in dieser Richtung erzielten Resultate noch nicht gerade sehr präzis.

Oedogonium, Chlamydomonas, Cosmarium, Spirogyra u. a. verhalten sich dem Licht gegenüber nicht wesentlich anders wie Vaucheria. Besonders leicht ist es, bei Spirogyra durch Belichtung Gametenbildung und Kopulation herbeizuführen.

Das ist aber nicht überall so, die Verhältnisse liegen oft recht kompliziert; als Beispiel dafür mag Hydrodictyon erwähnt sein, das trotz vieler Arbeit noch nicht in allen Eigenheiten erkannt ist und dem Experimentator auch wohl noch in Zukunft manche Nuß zu knacken geben wird. Die Dinge sind schon deswegen schwierig, weil in der nämlichen Zelle, wie KLEBS betont, die Neigung zur Zoosporenbildung mit derjenigen zur Gametenbildung fast ständig gleichsam kämpft. Das Endresultat eines Versuches hängt deshalb mehr als irgendsonst bei einer Alge von dem Vorleben derselben ab.

Wird Hydrodictyon in reichlichem Wasser oder in Nährlösung (schwach) bei heller Beleuchtung kultiviert, so erwirbt es einen ziemlichen Grad der Reizbarkeit und wird nun durch Überführung in reines Wasser, sowie durch manche anderen Reize zur Zoosporenbildung genötigt, aber es reagiert nicht in diesem Sinne auf Verdunkelung. Anders in kleinen Wassermengen; da zerstört das Licht die Fähigkeit zur Zoosporenbildung, dieselbe kann aber durch Verdunkelung wiederhergestellt werden, und jetzt fördert merkwürdigerweise Beleuchtung die Zoosporenbildung.

Jene in kleiner Wassermenge beleuchteten Hydrodictyen, denen Zoosporenbildung abgeht, liefern leicht Gameten. Das Licht schafft hier nach KLEBS organisches Nährmaterial, der Mangel an Salzen besorgt die unerläßliche Wachtumshemmung. Licht ist aber nicht immer notwendig, z. B. ist es entbehrlich in Zuckerkulturen, und besonders eigenartig verhalten sich Netze, welche mit schwacher Neigung zur Zoosporenbildung in Maltoselösung gehalten werden. Für sie ist Verdunkelung unerläßlich, wenn Gameten gebildet werden sollen; bei Belichtung entstehen nämlich Zoosporen. KLEBS demonstrierte hübsch, wie ein „Maltose-Netz“ zur Hälfte verdunkelt wurde und dann aus der hellen Hälfte Zoosporen, aus der dunkeln Gameten lieferte.

Aber auch bei solchen Komplikationen hat es nicht sein Bewenden. Denn Hydrodictyen mit starker Disposition zur Zoosporenbildung liefern in Maltose im Hellen wie im Dunkeln Zoosporen, und Netze mit starker Gametenstimmung erzeugen auch stets Gameten.

Ich meine, buntere Verhältnisse könne es kaum geben, aber ich glaube resp. hoffe auch, daß bei erneutem Studium gerade solche zunächst sehr komplizierten Dinge sich werden auf einfachere Verhältnisse zurückführen lassen.

5. Daß der Sauerstoff als solcher die Bildung von Fortpflanzungsorganen auslöst, konnte bislang nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, dagegen ist es selbstverständlich, daß sowohl Fortpflanzungs- als auch Wachstumsprozesse allgemein von ihm abhängig sind, und zwar jede der genannten Erscheinungen in etwas anderer Weise. KLEBS fand, daß die Fäden von Vaucheria noch bei einem Gasdruck von 3 mm zu wachsen vermögen, Zoosporenbildung hört aber bei der gleichen Pflanze schon bei 40 mm (s. oben S. 149) auf, und

Sexualorgane zeigen sich im normalen Zustande erst bei 118 mm Gasdruck, wenn sie auch bei 80 mm schon angelegt werden können.

6. Klebs hat auch vielfach mit Nährsalzlösungen operiert; er verwandte das bekannte, von Knop für Wasserkulturen angegebene Salzgemenge. Brachte er Fäden von einer in Wasser erwachsenen Vaucheria repens in eine 0,1—0,5%ige Lösung jener Salze, so wurden dieselben zu lebhaftem Wachstum angeregt, bildeten aber keine Zoosporen; das geschah erst, wenn die Nährlösung durch reines Wasser ersetzt wurde. Das ist der einfachste und klarste Versuch; in anderen Fällen sind die Dinge komplizierter. Wird z. B. ein in Luft erwachsenes Fadensystem in Nährlösung gebracht, so findet hier Zoosporenbildung statt, doch pflegt dieselbe bald aufzuhören, und zwar meistens rascher als in ähnlichen Versuchen, die mit reinem Wasser angestellt waren.

Auch solche Fäden können, selbst wenn sie wochenlang in der Nährlösung verweilten, noch durch Übertragung in Wasser zur Zoosporenbildung veranlaßt werden. Sie verlieren aber schon nach kürzerer Zeit die Fähigkeit, auf andere Reize (z. B. auf Verdunkelung) entsprechend zu antworten.

Das alles gilt für die obenerwähnten Konzentrationen; Lösungen von 0,7—2% hemmen unter allen Umständen sofort die Zoosporenbildung von Fäden, welche mit ihnen in Berührung kommen; nur Wasserwechsel löst den Prozeß wieder aus.

Um so merkwürdiger ist es, daß in 0,6%igen Nährlösungen Zoosporen scheinbar „von selbst“ entstehen. Eine ausreichende Klärung fand diese Erscheinung bislang nicht.

Zu der soeben besprochenen Vaucheria repens steht Vaucheria clavata in ziemlich scharfem Gegensatz. Nährlösungen fast aller Konzentrationen hemmen deren Wachstum und fördern direkt die Zoosporenbildung. Fäden, welche aus Wasser usw. in die Nährlösung gebracht werden, können wochenlang Zoosporen produzieren, sie bedürfen dazu aber des Lichtes. Unter diesen Umständen ist es begreiflich, daß Wasserbehandlung nur einen sehr beschränkten Einfluß ausübt.

Der Vaucheria repens ähnlich verhalten sich Hormidium, Bumilleria, auch Draparnaldia und Oedogonium pluviale mit gewissen Modifikationen (Freund). Letztere bildet aber nicht bloß Zoosporen beim Übergang aus einer 0,5%igen Lösung in Wasser, sondern auch bei Überführung aus destilliertem Wasser in Nährlösung. Bryopsis (Freund) bildet leicht Gameten, wenn das umgebende Seewasser etwa auf die Hälfte verdünnt wird, aber auch dann, wenn hypertonische Lösungen zur Anwendung kommen. Bachalgen, wie Ulothrix, Stigeoclonium, gewisse Oedogonium-Arten usw. reagieren nur wenig auf Nährlösungen, und bei Conferva bleibt der Übergang aus solchem in Wasser völlig wirkungslos.

Eine starke Reaktion auf die Nährsalze läßt aber wieder das interessante Hydrodictyon erkennen, das deshalb hier noch kurz besprochen sein mag. Bringt man jene Alge in die bekannte Lösung, die übrigens in Konzentrationen bis zu 4% ertragen wird, so vermehren sich die Zellkerne, die Chromatophoren lösen einen Teil ihrer Stärke auf, sie vergrößern und verdicken sich erheblich. Die Vorgänge sind ohne Mitwirkung des Lichtes nicht möglich, und dieses ist es auch, welches, wie wir schon oben zeigten, in Verbindung mit den Salzen eine starke Neigung zur Zoosporenbildung hervorruft. Letztere ist in dünnen Lösungen (bis 0,1%) nicht selten so kräftig, daß sie auch ohne Reiz von

außen zum Durchbruch kommt und direkt Zoosporen liefert; im konzentrierteren Medium freilich erfolgt das nicht, da hemmt das Salz die Entwicklung der Schwärmer, und diese entstehen erst auf einen Reiz hin, nämlich durch Übertragung in Wasser. Dabei muß in der Regel wieder das Licht wirken, und KLEBS meint, daß durch dieses Maltose oder doch ein ähnlicher Körper erzeugt werde, welcher für die Zoosporenbildung nötig oder nützlich sei. Er kommt auf diesen Gedanken, weil unter Umständen eine Beigabe von Maltose sich als förderlich erwies.

Weitere Einzelheiten mögen bei KLEBS nachgesehen werden.

Wir haben bislang im wesentlichen von der Entstehung der Zoosporen unter dem Einflusse von Nährsalzen gesprochen, und zwar deswegen, weil Nährsalzkulturen fast immer zur Bildung ungeschlechtlicher Schwärmer stimmen, Gameten sind aus ihnen, wenigstens bei Algen, welche überhaupt beiderlei Organe bilden, kaum zu erhalten, wie besonders Hydrodictyon gut demonstriert.

Schon KLEBS fand, daß eine Salpeterlösung ganz anders wirkt als eine isotonische Rohrzuckerlösung, daß saure Lösungen die Zoosporenbildung fördern, alkalische sie hemmen. Schon daraus geht hervor, daß die Wirkung der Salzlösungen im allgemeinen keine osmotische ist, wenn auch vielleicht Bryopsis (s. oben) davon eine Ausnahme macht. FREUND bestätigte das an Oedogonium pluviale.

KLEBS nahm an, daß die fraglichen Salze Ernährung und Wachstum fördern und daß ähnlich wie im fließenden Wasser die Fortpflanzung gehemmt ist, solange jene die Oberhand haben. Werden aber die vegetativen Prozesse durch Entziehung der anorganischen Verbindungen retardiert, so tritt die Fortpflanzung in ihre Rechte. Eine Bestätigung dieser Annahme kann man in dem Umstande sehen (FREUND), daß die in destilliertem Wasser gehaltenen Zellen oft große Mengen von Stärke anhäufen, welche schwinden, wenn Salze zugeführt werden. Da letztere aber auch die Schwärmerbildung auslösen, ist die Sache doch wohl verwickelter.

Natürlich ist damit noch nicht erkannt, wie die einzelnen Salze in den angewandten Gemengen wirken. FREUND fand für Oedogonium pluviale, daß es auf die Entziehung bzw. Beigabe geeigneter Kombinationen von Mg. S. K. Ca. ankomme. Nitrate und Phosphate waren wirkungs- und bedeutungslos. Demgegenüber fand BENECKE, daß Vaucheriakeimlinge sich in stickstoffreien Lösungen sehr rasch mit zahlreichen Sexualorganen bedeckten, unter der Voraussetzung, daß Phosphor zugegen war. Auch Staurospermum und Mougeotia konnten in solchen Lösungen unschwer zur Kopulation gebracht werden. Das sind Anfänge von Untersuchungen, die wohl weiter fortgeführt zu werden verdienen.

7. KLEBS hat gefunden, daß manchen organischen Verbindungen eine spezifische Wirkung auf die Zoosporenbildung zukommt. Wir erwähnten schon, daß Maltose bei Hydrodictyon die Zoosporenbildung fördert; bei Conferva, welche daraufhin speziell studiert wurde, ist es besonders das Inulin, welches die Schwärmerentwicklung mächtig anregt; denn auch in Kulturen, die auf andere Weise nicht mehr zur Fortpflanzung zu bringen sind, wirkt eine Lösung jenes Körpers mit Sicherheit. Dem Inulin reihen sich an: Amygdalin, Aeskulin, Salizin, Maltose, Raffinose, Sorbit, und zwar wirken die Körper in der hier gegebenen Reihenfolge.

Ihnen schließen sich andere an, wie Mannit, Dulzit, Rohrzucker usw., die teils relativ indifferent sind, teils eine Hemmung, besonders bei längerer Einwirkung, ausüben. Von ihnen ist der Rohrzucker am besten untersucht; seine Lösung übt in einer Konzentration von 1—4% kaum eine spezifische Wirkung aus, in ihr entstehen bei Vaucheria, Hydrodictyon u. a. Schwärmer in derselben Weise wie in reinem Wasser, falls anderweit dazu die Voraussetzungen gegeben sind. Bei Oedogonium Ulothrix u. a. ist eine geringe Förderung jenes Prozesses zu verzeichnen. In stärkeren Lösungen (von 20%) vollziehen sich noch alle Teilungen und Umlagerungen, welche schließlich zur Zoosporenbildung führen, aber die Schwärmer sind nicht mehr imstande, die Mutterzelle zu verlassen. Schon bei etwa 12% werden sie nicht mehr entleert. Ähnlich Hydrodictyon. Auch diese Alge liefert noch bei 20% Zoosporen, aber schon bei 6% pflegt die regelrechte Anordnung derselben zu Netzen zu unterbleiben.

Auch bei Chlamydomonas wird nach Artari die Schwärmerbildung durch Zucker gehemmt, doch kann sie auch hier noch in 18% Glukose Platz greifen.

In den Lösungen des Rohrzuckers, des Dulzits usw., mehr noch in Frucht- und Traubenzucker, wird die Schwärmerbildung nach meist nicht sehr langer Zeit gehemmt, sie kann freilich durch Entfernung des Zuckers wieder ermöglicht werden.

Mit Unterdrückung der Neigung zur Zoosporenbildung durch Zucker steigt dann bei vielen Algen die Fähigkeit zur Ausbildung der Sexualorgane. Wir sahen schon oben, daß Rohrzucker diesen Prozeß bei Vaucheria begünstigt, wenn er in Lösungen von 2—4% angewandt wird, oberhalb dieser Konzentration freilich hemmt er die Vorgänge mehr oder weniger energisch. Auch für andere Algen wirkt Zucker günstig auf die Gametenbildung, z. B. ist es auch bei Hydrodictyon neben anderen Faktoren dieser Körper, welcher die Neigung zur Gametenbildung steigert.

Ob der Zucker nur osmotisch wirkt, mag billig dahingestellt sein; es ist aber nicht ganz klar, in welcher Richtung seine chemischen Eigenschaften sich betätigen mögen.

### b) Aplanosporen und Akineten.

Die Aplanosporen der Vaucheria geminata u. a. treten wohl allgemein in alten Kulturen, in Zuckerlösungen usw. bei gestörtem oder vermindertem Wachstum auf; mit großer Sicherheit aber sind sie durch Kultur in mäßig feuchter oder gar trockener Luft zu erhalten; und im Freien werden sie auch besonders dann gefunden, wenn die Algen auf Schlamm vegetieren.

Welche Faktoren die Bildung von Aplanosporen bei Ulothrix, Chaetophora, Conferva usw. auslösen, ist nicht hinreichend bekannt. Mögen auch einige Andeutungen hierüber in der Literatur vorhanden sein, so reichen sie doch nicht aus, um ein klares Bild von den Vorgängen zu schaffen.

Für die Akineten der Pitophora hat Ernst etwa folgendes angegeben: Anorganische Salze bedingen energisches Wachstum der Fäden, Mangel an solchen ruft die Dauerzellen hervor. Verdunkelung verstärkt die Wirkung der Salzarmut. Die Bildung der Akineten kann jederzeit durch Zufuhr von Nährsalzen und durch Licht unterbrochen werden;

sie veranlassen starkes Wachstum der Fäden. Die blauen Strahlen des Spektrums wirken wie Dunkelheit, die roten und ihre Nachbarn wie Licht. Einige Angaben macht auch GERNECK.

c) Fadenzerfall.

Der Zerfall der Hormidiumfäden in einzelne Zellen (**1**, 290) ererfolgt nach KLEBS durch allmähliche oder auch durch plötzliche Änderungen des Turgors. Tatsächlich konnte BENECKE durch Einlegen der Fäden in Glyzerin und späteres Auswachsen desselben eine Sprengung der Fäden herbeiführen. In den KLEBSschen Versuchen wurden die Hormidien aus Nährlösung in Wasser übertragen, nach diesem Autor hört damit das Wachstum auf, die Ernährung schreitet aber fort und steigert den Turgor derart, daß dieser den Zusammenhang der Zellen löst. In verdünnten Nährlösungen setzt ein analoger Prozeß dadurch ein, daß die Nährsalze aufgezehrt werden.

Der Turgor ist aber wohl nicht die alleinige Ursache des Zerfalls. BENECKE sah denselben in einer sehr verdünnten (0,04—0,005%-igen) Oxalsäurelösung eintreten, und KLEBS zeigte auf Grund älterer Angaben von GAY und BORZÌ, daß auch eine langsame Feuchtigkeitsabnahme in den auf Lehm usw. kultivierten Fäden den gleichen Effekt erzielt.

Der Zerfall von Zygnemaceenfäden wurde in seiner durch den Turgor bedingten Mechanik schon oben (**1**, 89) behandelt. Hier sei noch einmal daran erinnert, daß nach BENECKE die Turgorveränderung in einzelnen Zellen gewöhnlich die nächste Ursache des Zerfalls ist. Jene Änderung ist aber gewöhnlich in den Versuchen durch schädigende Agentien herbeigeführt worden, z. B. durch Erwärmung, intensive Belichtung, Induktionsschläge und durch zahlreiche Chemikalien, wie Kampfer, Strychnin, Chinin, Alkohol, Äther, Chloroform, Jod usw. Sie alle schädigen zunächst einzelne Zellen, und diese werden dann von den noch besser turgeszenten Nachbarn abgestoßen.

Ob im natürlichen Verlauf der Ereignisse der Fadenzerfall stets auf mehr oder weniger grobe Störungen in einzelnen Zellen zurückgeht, mag man billig bezweifeln. Tatsächlich ist auch, wie BENECKE zeigte, ein Zerfall durch allgemeine Turgorsteigerung möglich. Aber die Bedingungen dafür mit Hilfe der üblichen Nährlösungen usw. herauszufinden, ist nicht geglückt.

Einen Zerfall in Einzelzellen beobachtete TOBLER an verschiedenen Florideen, z. B. an Dasya. In seinen Kulturen isolierten sich die Zellen der farbigen Haartriebe. Das geschah offenbar, weil die Pflanzen unter ungünstigen Verhältnissen lebten, doch wurde im einzelnen nicht präzisiert, welcher Faktor das Ausschlaggebende war. Die so entstandenen Einzelzellen der Florideen erwiesen sich als wachstumsfähig, doch ist bislang nicht erwiesen, daß sie sich zu vollständigen Pflanzen entwickeln können.

d) Palmellen.

Im 1. Bande habe ich keine Gattung Palmella aufgeführt. Es schien mir gut, den Namen, der so manches Unheil gestiftet, in jenem Sinne zu vermeiden. Für mich handelt es sich bei den Palmellen um abgerundete Zellen, welche sich, meist in mehr oder weniger dicke Gallerte eingebettet, durch Teilung vermehren, und welche in den Entwicklungsgang von Algen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen können eingeschaltet werden.

Typische Palmellen bilden die Chlamydomonaden. Wir haben auf **1**, 214 berichtet, daß zahlreiche Vertreter dieser Gruppe sehr leicht in ein unbewegliches Stadium übergehen. Dafür müssen dann vielfach äußere Faktoren verantwortlich gemacht werden. Besonders DILL wies darauf hin, daß verschiedene Chlamydomonas-Arten bei Kultur auf festem Substrat ihre Geißeln einbüßen und sich durch Teilung im unbeweglichen Zustand reichlich vermehren. Durch Übergießen mit Wasser erlangen diese Flagellaten ihre Geißeln wieder und schlüpfen aus der umgebenden Gallerte aus.

Dasselbe fand FRANK. Er untersuchte auch genauer die Wirkung von Nährlösungen, von welchen schon mehrfach angegeben war, daß sie Palmellenbildung einleiten. Eine KNOPsche Nährlösung von 1% führt fast alle beweglichen Chlamydomonaszellen in den unbeweglichen Zustand über. Aus diesem können sie durch Überführung in reines oder salzarmes Wasser, auch durch Kultur in Asparagin (2%), Harnstoff (2,5%), Rohrzucker (15%), Glyzerin (5%) usw. wieder befreit werden.

Bei solchen Vorgängen spielt die Turgoränderung keine irgendwie nennenswerte Rolle, ausschlaggebend ist vielmehr die chemische Beschaffenheit der verwendeten Substanzen, und man kann festhalten, daß die Salze auf die Beweglichkeit der Zellen hemmend wirken, so zwar, daß jedem derselben eine spezifische Fähigkeit zukommt. Kaliumsalze z. B. wirken stärker als Natriumsalze, Nitrate und Nitrite wirken ganz verschieden usw.

Im Gegensatz zu solchen Salzen wirken dann Glyzerin u. a. fördernd auf die Bewegung der Chlamydomonaszellen.

Ganz analog fand RACIBORSKI, daß gewisse Zucker bei Basidiobolus „Palmellen", andere aber Zygosporen hervorrufen.

Natürlich wirken auch andere Faktoren auf die Beweglichkeit der Chlamydomonaszellen, z. B. setzt die Belichtung dieselbe zweifellos herab, während die Temperatur nicht in dem Maße entscheidend eingreift.

FREUND fand für Haematococcus pluvialis etwas andere Verhältnisse, Palmellen bzw. Zysten, welche in „altem" Wasser gelebt hatten, entwickelten Schwärmer auf Zusatz von Stickstoffverbindungen (Nitraten usw.). Längere Zeit verdunkelte Ruhezellen ließen im Licht bzw. bei Zuckerzusatz bewegliche Fortpflanzungsorgane entstehen. Alle diese Gebilde hatten offensichtlich unter anderen Bedingungen gelebt als die von FRANK bearbeiteten, und insofern wird ein Vergleich kaum möglich sein.

Nun sind natürlich die Chamydomonaden zwar die typischen, aber nicht die einzigen Palmellenbildner. Wir haben Cryptomonadinen als solche kennen gelernt, und besonders von Ulothrix, Stigeoclonium, überhaupt von vielen Chaetophoreen haben wir berichtet, daß die Gliederzellen der Fäden sich abrunden und zu palmellaartigen Körpern werden. Auch hier sind das Reaktionen auf Veränderungen in der Umgebung, auch hier handelt es sich unzweifelhaft um Hemmungen des normalen Wachstums, die unter ungünstigen Bedingungen eintreten.

Letztere sind im einzelnen nicht immer genügend präzisiert. Für Stigeoclonium findet LIVINGSTON, daß konzentrierte Lösungen von Nährsalzen (KNOP) Abrundung und eventuell Isolierung der Gliederzellen in den Fäden bedingen, während schwache Salzlösungen normale Pflänzchen erzeugen. Ebenso löst normales Seewasser Palmellenbildung aus, während dasselbe nach angemessener Verdünnung ebenso wie Brunnenwasser die Fadenbildung fördert. Hier kommt es offenbar auf den

osmotischen Druck an. Das war anders, wenn LIVINGSTON mit Sumpfwasser operierte. Dieses wirkte in manchen Fällen wie Brunnenwasser, wurde es aber von bestimmten Standorten genommen, so trat in ihm leicht Palmellenbildung ein. Der Säuregehalt kann nicht maßgebend sein, es muß sich um Beimengungen handeln, welche durch die Eigenart gewisser Sümpfe gegeben sind. Präzisieren konnte LIVINGSTON diese bislang nicht. Die Befunde stimmen aber mit denjenigen überein, welche er durch Nitrate oder Sulfate bestimmter Metalle erhielt. Auch deren Lösungen, und zwar die Kationen in ihnen, rufen bei geeigneter Konzentration Palmellen hervor. Übrigens gehen die Stigeoclonien auch bei niedriger Temperatur (unter 6°) in diesen Zustand über.

Ganz allgemein scheinen mir die Palmellen widerstandsfähiger zu sein als die gewöhnlichen Zellen; mit ihrer Hilfe übersteht die Alge ungünstige Zeiten, und sie ist befähigt, aus ihnen Schwärmer zu bilden, die eventuell in der Lage sind, den ungünstigen Wohnsitz zu verlassen. Diese Auffassung drängt sich dem Beobachter auf, der einmal versucht, grüne Algen auf Objektträgern, in feuchten und ähnlichen Marterkammern zu kultivieren. Die Algen gehen oft recht rasch in Palmellen über, und aus ihnen entwickeln sich schleunigst Zoosporen.

### e) Parthenogenesis.

In früheren Kapiteln des Buches haben wir berichtet, daß Protosiphon, Ulothrix, Draparnaldia, Chlamydomonaden, Chroolepideen, denen sich Ectocarpus, Cutleria u. a. zugesellen, seit mehr oder weniger langer Zeit als Beispiele für Parthenogenesis bekannt sind. Bei ihnen allen können die Gameten bald kopulieren, bald sich isoliert entwickeln, je nach Umständen und Verhältnissen; die Sexualität befindet sich gleichsam noch ungefestigt im labilen Gleichgewicht. Das ist verständlich, weil die meisten der oben erwähnten Algen als isogame Formen noch auf einer relativ niedrigen Stufe stehen. In höheren Regionen des Algenreiches, wo die Oogamie dominiert, ist dagegen die Sexualität zu einer recht stabilen Einrichtung geworden, die eine Parthenogenesis kaum noch zuläßt. So ist denn bei den Siphoneen (sogar den isogamen), bei Coleochaeten, Oedogoniaceen, Volvocinen usw. eine isolierte Entwicklung des Eies nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Nur für Fucus (s. unten) liegen einige Angaben vor.

Im allgemeinen ist es wiederum die Außenwelt, welche den Gameten dort, wo sie überhaupt Einflüssen zugänglich sind, die Neigung zur Kopulation nimmt oder verleiht, und zwar können äußere Faktoren wirksam sein, wenn die Sexualzellen bereits von der Mutterpflanze getrennt sind, sie können aber auch während der Entwicklung derselben einen entscheidenden Einfluß ausüben.

Eins der nettesten Beispiele letzterer Art hat KLEBS in Protosiphon gefunden. Gameten verschiedenster Herkunft kopulieren bei dieser Pflanze verhältnismäßig leicht. Läßt man nun auf Zellen, welche mit der Gametenbildung besonders in den letzten Stadien beschäftigt sind, Temperaturen von 25—27° einwirken, so wird an den resultierenden Schwärmern unweigerlich Parthenogenesis beobachtet. Im Gegensatz dazu kopulieren die bei niederen Temperaturen entstandenen Gameten sehr leicht. Auch Nährlösungen können nicht bloß bei Protosiphon, sondern u. a. auch bei Hydrodictyon in ähnlichem Sinne wie Temperatursteigerung wirken, dazu gesellt sich in anderen Fällen Verdunkelung usw.

Bereits ausgeschlüpfte Gameten lassen sich bei Protosiphon durch Zusatz der bekannten Knopschen Nährsalzlösung (½—1%ig) an der Kopulation verhindern, während bei Chlamydomonas fertig gebildete Gameten durch Verdunkelung parthenogenetisch werden.

Als „fertig" darf man auch wohl die Gameten von Spirogyra u. a. in dem Moment betrachten, wo die Kopulationsfortsätze gebildet und die Plasmamassen in den betreffenden Zellen kontrahiert sind. Läßt man auf derartige Spirogyrafäden die erwähnte Nährsalzlösung einwirken, oder führt man sie aus schwächeren Zuckerlösungen in stärkere über, so erhält man reichlich Parthenosporen.

Pascher erzielte bei Chaetophoreen eine Hemmung der Kopulation durch Morphiumlösung, umgekehrt rief Teodoresco Massenkopulation durch Zusatz von Magnesiumsulfat hervor.

In diesen Fällen, in denen es sich stets um Isogameten handelt, hat es der Experimentator also in der Hand, nach Belieben Zygoten oder Parthenosporen hervorzurufen. Nicht so leicht ist das, und nicht so klar in ihren Ursachen liegen die Dinge bei einigen anderen parthenogenetischen Prozessen, bei welchen es sich um Gameten verschiedener Größe resp. verschiedener Beschaffenheit handelt. Wir erwähnten schon in Bd. 2 die parthenogenetische Keimung männlicher wie weiblicher Gameten von Ectocarpus und fügen hier noch hinzu, daß man bei den Untersuchungen über diese Vorgänge zwar die Überzeugung gewinnt, auch hier spiele die Außenwelt eine entscheidende Rolle, daß aber eine Präzisierung der einzelnen Faktoren bisher nicht gelang.

Ganz ähnliches gilt für die Parthenogenesis der Cutlerien und ihrer Verwandten. Reinke wie Falkenberg konnten bei Neapel die Kopulation der Cutlerien glatt beobachten, unbefruchtete Eier gingen stets zugrunde, deshalb glaubte man, Thurets und Crouans ältere Angaben, wonach die weiblichen Gameten der fraglichen Form an den bretonischen Küsten unbefruchtet keimen, möchten wohl auf einem Irrtum beruhen. Allein sie sind zweifellos richtig, denn Church zeigte (**2**, 116), daß auch an den Küsten von England Cutleria multifida meistens parthenogenetisch keimt. Während bei Neapel nach Reinke das Verhältnis von Männchen und Weibchen 3:2 zu sein pflegt, treten an Englands Küsten im August männliche Pflanzen nur ganz spärlich auf, und in den übrigen Monaten werden sie überhaupt nicht mehr gefunden. Die weiblichen Exemplare sind dagegen sehr reichlich vertreten, und die entleerten Eier keimen fast alle ohne Befruchtung.

Die Neigung zur parthenogenetischen Entwicklung ist unter den Braunalgen aber keineswegs auf die Cutlerien beschränkt. Sauvageau schildert auch für Giffordia secunda ein reichliches Auftreten der Antheridien im Juli, ein völliges Schwinden derselben im August. Oogonien werden zu dieser Zeit noch reichlich entwickelt. Die Eier keimen parthenogenetisch, aber sehr langsam — fast wie Zoosporen. Kompliziert wird der Vorgang, der im einzelnen wohl noch einmal studiert werden müßte, dadurch, daß viele unbefruchtete Eier unter Aufplatzen zugrunde gehen.

Sehen wir aber bei den genannten Gattungen ein periodisches Schwinden der Antheridien, so liegt die Annahme nahe, daß ähnliche Formen in dieser Richtung noch weiter vorgeschritten sind und ihre Antheridien vollends einbüßten; sie behielten nur noch Oogonien mit parthenogenetischen Eiern. Das dürfte besonders für einige Ectocarpus-Arten zu vermuten sein, welche aus plurilokulären Sporangien große, ohne

Befruchtung keimende Schwärmer entleeren, denen eine außerordentlich große Ähnlichkeit mit den Eiern von Giffordia secunda zukommt.

Die parthenogenetischen Vorgänge bei Cutleria und anderen Braunalgen liegen offensichtlich ein wenig anders als bei den niederen grünen Algen, es handelt sich nicht um eine Hemmung der sexuellen Tätigkeit zweier vorhandener Gameten, sondern um die Beseitigung oder Nichtausbildung des einen Geschlechtes. Die Sache verhält sich ganz ähnlich wie bei dem sogenannten Generationswechsel der Cutleria-Aglaozonia, wo ja auch die eine Fortpflanzungsform in gewissen Gegenden unterdrückt ist. Hierfür äußere Faktoren verantwortlich zu machen, liegt um so näher, als es ja KLEBS bei Vaucheria gelang, durch kulturelle Eingriffe die bevorzugte Ausbildung des einen Geschlechtes herbeizuführen; allein genauer präzisiert sind für Cutleria jene Faktoren nicht, und wenn CHURCH glaubt, die Temperatur sei für die erste Gattung das treibende Agens, so ist das wenigstens nicht mit voller Sicherheit erwiesen; man muß sich leider mit dem schönen Wort Klima in diesem Falle begnügen.

Die Cutlerien sind in gewissen Gegenden als „verwitwet" zu betrachten. Stellen wir uns vor, daß aus irgendwelchen äußeren Gründen auf der ganzen Welt die Männchen verschwinden, so würde die Apogamie vollendet sein, worunter hier der völlige Verlust der männlichen Organe verstanden werden mag, ohne Rücksicht darauf, wie sich die Chromosomen verhalten, denn das weiß man bislang nicht.

Als Apogamie darf man wohl auch die Fälle bei den Spirogyren ansprechen, die durch Sp. mirabilis (**1**, 105) u. a. repräsentiert sind. Die Fähigkeit, einen Sexualakt einzugehen, ist hier den Gameten völlig abhanden gekommen.

Etwas anders liegen die Dinge bei Vaucheria. DESROCHE hatte gezeigt, daß die Oogonien von Vaucheria terrestris zu Fäden auswachsen können, ehe sie völlig reif sind. FRITZ V. WETTSTEIN präzisierte die Sache dahin: Oogonien, welche bereits durch die basale Wand abgegliedert, aber noch nicht geöffnet waren, wachsen zu Fäden aus, wenn man sie in geeigneter Weise verletzt. Dasselbe tun die von den Tragzellen abgegliederten Antheridien. Letztere Erscheinung könnte man als „männliche Parthenogenesis" auffassen, wenn auch zu bedenken ist, daß nicht eine einzelne Spermazelle, sondern die Gesamtheit der im Antheridium vereinigten die neuen Fäden aufbaut.

Es erübrigt noch die Frage, ob die aus unbefruchteten Sexualzellen hervorgehenden Parthenosporen sich überall den Zygoten resp. Oosporen gleich verhalten. Die Sache ist verschieden. Bei Cutleria sowie bei Spirogyra u. a. unterscheiden sich die Parthenosporen weder im Aussehen noch in der Weiterentwicklung nennenswert von den Zygoten, allerdings keimen sie bei ersteren (YAMANOUCHI) langsamer.

Bei Ulothrix dagegen liefern die Parthenosporen nach KLEBS nur zwei Keimlinge, während die Zygoten deren vier produzieren. Darin gibt sich eine geringere Entwicklungsfähigkeit der parthenogenetischen Elemente zu erkennen, die auch anderswo, z. B. bei den Ectocarpeen hervortritt. Die Keimlinge aus nicht kopulierten Gameten sind wenigstens in der Jugend schwächer als die aus den Zygoten hervorgehenden, und bei Dictyota geht die Sache nach WILLIAMS so weit, daß die unbefruchteten Eier sich zwar teilen, aber nicht zu normalen Pflanzen werden. Der Autor konnte sogar nachweisen, daß in diesem Falle

die Karyokinesen recht abweichend von denjenigen normaler Dictyota-Zygoten ausfallen.

Auch Protosiphon gestattet äußerlich eine Unterscheidung der Zygoten von den Parthenosporen. Erstere sind mit derber Membran versehen und sternförmig, letztere erscheinen ziemlich dünnwandig. Dazu kommen physiologische Unterschiede: die Zygoten ruhen, die Parthenosporen keimen direkt; sie werden also alsbald wieder vegetativ, und insofern erinnern sie an die Gameten von Chlamydomonas, die ohne Kopulation sich sehr rasch zu vegetativen Zellen ausgestalten.

Die Mannigfaltigkeit im Verhalten der parthenogenetischen Zellen bei der Keimung gestattet kaum allgemeine Schlüsse zu ziehen; jedenfalls darf man nicht glauben, wie das mehrfach geschah, daß die fraglichen Gebilde stets eine mangelhafte Entwicklungsfähigkeit besitzen, wenn das auch für viele Fälle sichergestellt ist.

Die moderne Forschung fragt natürlich auch nach den Eigenschaften der Nachkommen. Fritz v. Wettstein sah aus den Oogonien wie aus den Antheridien der Vaucherien Fäden hervorgehen, welche sowohl männliche als auch weibliche Organe trugen. In den männlichen wie in den weiblichen Kernen müssen also die Anlagen für beide Geschlechter, allgemeiner für alle Eigenschaften der normalen Pflanze, gegeben sein.

Über das Verhalten der Kerne ist fast in keinem Falle etwas sicheres bekannt. Nach dem, was wir oben gesagt haben, unterliegt es keinem Zweifel — und darauf hat Ernst hingewiesen —, daß die unvereinigt weiter wachsenden Gameten haploid sind, und ebenso müssen es deren Produkte sein. Dieser Schluß ist ganz zwingend für die von Wettstein untersuchten Vaucherien. Dann muß auch eine Reduktion bei der Keimung unterbleiben; und dafür, daß dies geschehe, spricht wohl Ulothrix, in deren Parthenosporen unterbleibt die sonst übliche Tetradenteilung (s. oben).

Loeb zeigte, daß unbefruchtete Eier von Seeigeln weitgehende Teilungen erfahren, wenn sie in eine Lösung von Chlormagnesium gebracht werden. Winkler beobachtete ähnliches, als er die gleichen Eier mit einem Auszug aus dem Sperma behandelte. Delage erreichte eine vollkommene Metamorphose bei Seeigeln und Seesternen, nachdem er die Eier mit Tannin und Ammoniak behandelt hatte.

Overton versetzte die Eier von Fucus mit Spuren von Essigsäure, Buttersäure usw. und sah sie dann auch ohne Befruchtung keimen. Ernst erwähnt eine künstliche Entwicklungserregung der Eizellen bei Chara. Verbunden mit den Versuchen Nathansohns, in welchen die Eizellen von Marsilia durch Erwärmung auf gewisse, mäßig hohe Temperaturen zu parthenogenetischer Entwicklung angeregt wurden, scheinen mir diese Versuche die physiologischen Vorgänge auch bei der Parthenogenesis der Algen bis zu einem gewissen Grade klarzulegen. Es handelt sich bei Protosiphon, Spirogyra, Ulothrix usw. offenbar um Entwicklungsreize. Bestimmte Temperaturgrade bei Protosiphon, Nährlösungen und Zucker bei Spirogyra reizen offenbar die Gameten zu selbständiger Entwicklung, d. h. sie heben wohl die Hemmungen auf, welche, normalerweise im Zellinnern gegeben, unbefruchtete Gameten zur Ruhe oder gar zum Tode verurteilen. Bei Cutleria u. a. liegen die Dinge insofern komplizierter, als ja zunächst nur eine Beseitigung des Männchens statthat. Aber die äußeren Bedingungen schaffen auch sicher direkt eine Neigung zur Parthenogenese, wenigstens bei Cutleria, denn

die Eier derselben üben vielfach auf Spermatozoiden keine Anziehung mehr aus, auch wenn solche vorhanden sind.

Leider ist das Erwähnte alles, was über die direkten Ursachen der Parthenogenesis bekannt geworden ist. Immerhin gibt es einige Anhaltspunkte und gewährt wohl auch Ausblicke auf die Befruchtung.

Lassen sich nämlich Gameten (Eier) durch jene rein äußeren Einwirkungen zur Weiterentwicklung bringen, dann darf man wohl mit Hertwig, Boveri, Winkler, Strasburger, Goebel, Graf Solms, Fitting u. a. schließen, daß bei dem üblichen Verlauf der Befruchtung zweierlei Vorgänge scharf auseinander zu halten sind: Erstens wird der unbefruchtete Gamet (Ei) durch Vereinigung mit einem zweiten (Sperma) in die Lage versetzt, sich überhaupt weiter zu entwickeln, und zweitens findet eine Kombination der Eigenschaften zweier Individuen statt. Der letztgenannte Vorgang ist unweigerlich an feste Bestandteile der Zelle (Kern usw.) gebunden, die Herstellung der Entwicklungsfähigkeit aber erfolgt durch Enzyme oder irgendwelche anderen chemisch-physikalischen Mittel. Normalerweise sind letztere an die männliche Zelle geknüpft, sie können aber auch von dieser losgelöst wirken resp. durch andere ersetzt werden, welche sich in der Umgebung der zu befruchtenden Zelle in irgendeiner Weise einfinden. Im letzteren Falle reden wir eben von Parthenogenesis.

Die verschiedenen Autoren bewerten natürlich die Herstellung der Entwicklungsfähigkeit auf der einen Seite, die Kombination von Qualitäten auf der anderen sehr verschieden, und auch sonst gehen im einzelnen die Meinungen recht weit auseinander.

Alles dies, sowie die verschiedenen Theorien der Befruchtung, Vererbung usw. zu erörtern, scheint mir nicht Aufgabe unseres Buches zu sein. Einmal würde dasselbe noch umfangreicher werden, als es so schon ist, und außerdem läßt sich aus einer einzigen Gruppe von Organismen heraus keine solche Theorie aufbauen.

Ich verweise deshalb auf die zahllosen Debatten und die ausgedehnte Literatur, die über diesen Gegenstand existieren, nicht zum wenigsten auf die Schriften Weismanns, auf die seiner Schüler und die seiner Gegner. Häcker gab eine Zusammenstellung mit Literatur im Handwörterbuch der Naturwissenschaften.

#### f) Merogonie.

Einen gewissen Einblick in das Wesen der Befruchtungsvorgänge gewähren auch die als Merogonie bezeichneten Befunde. O. und R. Hertwig trennten bekanntlich durch Schütteln der Seeigeleier in Wasser von letzteren kernlose Stücke ab, welche sich für eine gewisse Zeit lebensfähig erhielten. Boveri zeigte, daß solche Eifragmente durch Spermatozoiden befruchtet werden und dann Zwerglarven entwickeln. H. E. Ziegler, Delage u. a. haben die Befunde bestätigt und zum Teil die Resultate erweitert.

Den freischwebenden Seeigeleiern die Eier der Fucaceen an die Seite zu stellen, lag nahe. Farmer und Williams beobachteten an zufällig abgeschnürten kernlosen Eistücken von Halidrys das Eindringen der Spermatozoiden. Winkler gelang es ferner, in systematisch darauf gerichteten Versuchen die Eier von Cystosira beim Austritt aus dem Oogon zerschnüren zu lassen; er beobachtete dann die Entwicklung der kernlosen Eistücke zu Keimlingen, wenn ein Spermatozoid in die-

selben eingedrungen war. Die jungen Pflänzchen waren schwächer als andere, die aus normalen Eiern hervorgegangen waren, und standen auch hinter solchen zurück, welche ihren Ursprung kernhaltigen Eifragmenten verdankten. Die volle Entwicklung der Kulturen dauernd zu verfolgen, gelang aus naheliegenden Gründen nicht, und so bleibt es zweifelhaft, ob jene erstgenannten Keimlinge, die uns hier ja am meisten interessieren, zu geschlechtsreifen Pflanzen heranwachsen können.

Die hier geschilderten Vorgänge werden gewöhnlich so aufgefaßt, als ob das Spermatozoid, welches in die kernlosen Eistücke eindringt, diese zur Weiterentwicklung veranlasse. Man kann aber die Sache auch wohl umkehren und sagen, daß die Spermatozoiden durch Zufuhr von Nährmaterialien, von geeignetem Plasma usw. zum Wachstum befähigt werden. Ist das richtig, so läge eine männliche Parthenogenesis vor, und diese ist nichts erstaunliches; wir wissen ja sicher, daß die männlichen Schwärmer von Ectocarpus siliculosus glatt keimen (**2**, 72), wenn die Vereinigung mit einer weiblichen Zelle ausblieb. Haben die Spermatozoiden der Fucaceen auch unter normalen Bedingungen die Fähigkeit zu isolierter Keimung eingebüßt, so könnte diese doch wieder erwachen, wenn sie entsprechend ernährt werden.

Für solche Auffassung spricht u. a. die Tatsache, daß bei den Oedogonien die Spermatozoiden gelegentlich wieder den Charakter vegetativer Zellen annehmen.

### g) Kreuzungen.

Die so erfolgreichen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte über Bastardierungen haben auch bei den Algen erneut die Aufmerksamkeit auf diese Fragen gelenkt und auf diesem Gebiete alte wie neue Tatsachen an das Licht gezogen.

Pascher beschreibt die Bastardierung von zwei Chlamydomonas-Arten. Chlamydomonas I hat nackte, Chlamydomonas II behäutete Gameten. Sie kopulieren normalerweise so, wie Fig. 659 angibt, es war aber auch möglich, einen behäuteten Gameten von II mit einem nackten von I zu vereinigen. Die Kerne vereinigten sich normal, die Zygoten stehen (Fig. 659, *5*) in der Mitte zwischen beiden Arten. Die aus ihnen hervorgehenden vegetativen Zellen stellten in gewissen Fällen genau die beiden Eltern zu gleichen Teilen dar, in anderen aber ergaben sich Zwischenformen, die teils der I, teils der II näher standen.

Bei der Teilung der Heterozygote entstehen vier Keimlinge, wie auch sonst bei Chlamydomonas üblich. Pascher betrachtet das als eine Tetradenteilung, nimmt an, daß beim ersten Teilungsschritt die Reduktion der Chromosomenzahl erfolge und vermutet dann weiter auf Grund der obigen und einiger anderer Befunde, daß bei jenem Teilungsschritt gleich die Formen der Nachkommen bestimmt werden, wie sie auf Grund der Mendelschen Regel gefordert werden müssen. Das ist keineswegs ausgeschlossen, aber Pascher hat die Teilung selber leider nicht verfolgt, und so bleibt sein Schluß einstweilen unsicher (s. auch Hartmann).

Für Spirogyren gab zuerst Bessey eine Kreuzung an. Es vereinigen sich die Fäden der Spirogyra majuscula mit denen der Sp. protecta. Die Arten sind leicht unterscheidbar, so daß Zweifel kaum möglich sind. Die Zygote ist normal. Auch Andrews bildet die Kreuzung zweier verschiedener Spirogyra-Arten ab; es handelt sich

um Sp. crassa und Sp. communis, die untereinander sehr verschieden sind, wie sich auch aus Fig. 660, *1* ergibt. Sowohl die crassa- als auch die communis-Fäden können die Heterozygote aufnehmen. Ob diese dann

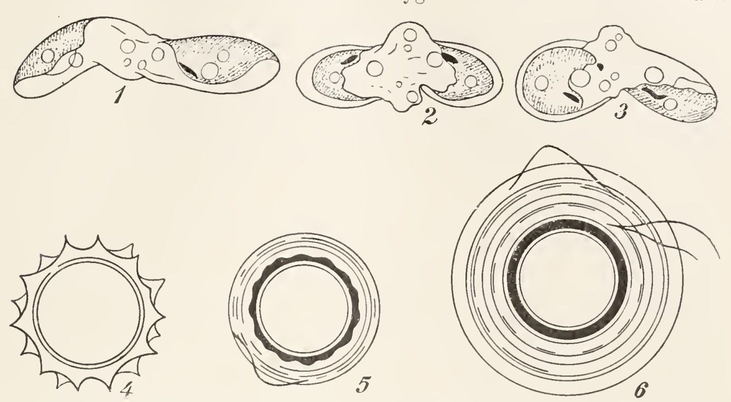



Fig. 659 n. Pascher. Kreuzung zwischen *Chlamydomonas* I und *Chlamydomonas* II.

verschieden sind, steht nicht fest. Ernst meint, es könnte das wohl der Fall sein, zumal man voraussetzen dürfe, daß in einem Falle der eine, im anderen der andere Chromotaphor erhalten bleibe. Auch Wolle,

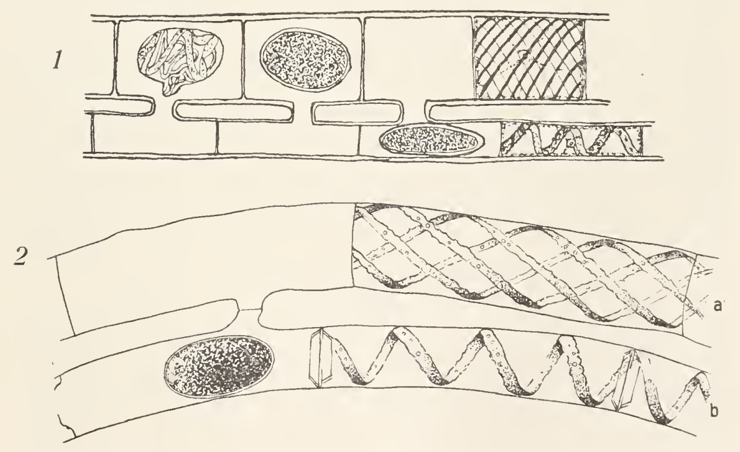



Fig. 660 n. Andrew und Wolle (aus Ernst). *1* Kopulation von *Spirogyra crassa* und *Spirogyra communis*. *2* Dasselbe von *Sp. majuscula* (*a*) und *Sp. calospora* (*b*).

Transeau und West haben Kreuzungen von Spirogyren erwähnt. Wolles Abbildung ist in Fig. 660, *2* wiedergegeben. Aus Andrews Angaben kann man sogar auf die Bildung triploider Zygoten schließen (vgl. Ernst).

Auch andere grüne Algengruppen werden sich ähnlich verhalten. Experimentelles liegt freilich kaum vor. PASCHER glaubt, mit Oedogonium manches erreichen zu können, hat aber bislang keine Erfolge zu verzeichnen.

Da fast immer mehrere Fucaceen beisammen wachsen und auch ihre Geschlechtsorgane gleichzeitig entleeren, liegt die Frage nach etwaigen Bastarden sehr nahe. Tatsächlich ist auch eine Wechselbefruchtung möglich; THURET zeigte zuerst, daß Fucus vesiculosus (weiblich) durch F. serratus (männlich) erfolgreich befruchtet wird. SAUVAGEAU beschrieb dann später diesen Bastard, GARD einen solchen zwischen Fucus platycarpus und F. ceranoides. Das wäre freilich nicht verwunderlich, wenn man die letzten Arten zu einer einzigen zusammenziehen müßte, wie STOMPS will. WILLIAMS erhielt Bastarde mit F. vesiculosus als Weibchen und Ascophyllum als Männchen; ebenso drangen Spermatozoiden von Fucus serratus in die Eier von Ascophyllum ein. In allen Fällen war die Weiterentwicklung der befruchteten Eier in der Kultur eine mäßige; bald blieb es bei der Umhüllung mit Membran, bald kamen etwas größere Keimpflanzen zum Vorschein, die aber auch schließlich zugrunde gingen. Das beweist nicht, daß nicht in der freien Natur die fraglichen Bastarde vorkämen. Der einzige Fall dieser Art aber ist meines Wissens bei WILLIAMS hervorgehoben, er fand eine Mittelform zwischen Ascophyllum und Fucus, die freilich einer genaueren Beschreibung noch harrt.

Das weitaus größte Interesse aber beanspruchen die Bastarde der Charen, die von ERNST sehr gründlich untersucht sind. Fast alle früheren Auffassungen, auch die in der ersten Auflage dieses Buches vertretene, erwiesen sich als irrig.

Chara crinita nennt man die Form, die seit langen Zeiten berühmt, über fast ganz Europa und wohl noch weiter verbreitet ist. Im Norden unseres Kontinentes werden nur weibliche Exemplare gefunden, nach Männchen wurde hier stets energisch, aber erfolglos gesucht. An gewissen Standorten in Südeuropa — ERNST hat solche aus Ungarn und Sizilien besonders geprüft resp. prüfen lassen — kommen aber auch Antheridien tragende Exemplare jener Chara in nennenswerter Menge neben weiblichen vor. So nahm man denn an, daß an den meisten Standorten die Männchen abhanden gekommen und daß deshalb die isolierten Weibchen zur Parthenogenesis übergegangen seien. Die Prüfung durch ERNST ergab aber: An den ungarischen, sizilianischen usw. Standorten finden sich dreierlei verschiedene Pflanzen, und zwar

1. eine Form, die ich Chara hybrida nennen will.. Sie besitzt 24 Chromosomen, auch in den Eizellen. Diese entwickeln sich ohne irgendwelche Mitwirkung von Spermatozoiden. Es würde sich also um diploide (somatische) Parthenogenesis (ERNST) handeln. Die Parthenosporen keimen anstandslos ohne Reduktion, sie bringen wieder parthenogenetische Pflanzen hervor und das kann ins Ungemessene weiter gehen. Die Chara hybrida bildet die Hauptmasse auf den südlichen Standorten, sie ist einzig und allein in den nordischen Gebieten vertreten.

2. Weibliche Pflanzen mit 12 Chromosomen und männliche Pflanzen mit 12 Chromosomen.

Diese beiden sind echte Chara crinita, sie wurden, wie schon gesagt, nur in südlichen Ländern gefunden. Die Oogonien sind allein nicht entwicklungsfähig; sie reifen ihre Zygoten nur nach Befruchtung durch

die Spermatozoiden. Bei der Keimung jener tritt normal die Reduktion der Chromosomenzahlen ein (**1**, 456).

Chara hybrida und Chara crinita unterscheiden sich im Wuchs und Bau voneinander, wenn auch nicht sehr viel. Ernst schließt nun, daß die parthenogenetische Chara ein Bastard sei, der seiner Mutter weitgehend ähnlich (metromorph) ist. Die Mutter ist natürlich Chara crinita, der Vater ist bislang nicht ermittelt. Chara hybrida wächst an den verschiedensten Orten mit anderen Arten der gleichen Gattung zusammen und eine von diesen müßte als Vater angesprochen werden. Wo Chara hybrida allein vorkommt, setzt Ernst das Verschwinden des einen oder der beiden Eltern voraus.

Experimentell konnte der Bastard bislang nicht erzeugt werden, trotzdem leuchtet die Hypothese sehr ein. Kennen wir doch bei Hieracien u. a. nicht wenige apogame Formen, welche der Bastardierung zweifellos ihr Dasein verdanken. Ernst hat alle die hierauf bezüglichen Daten zusammengestellt und auch darauf hingewiesen, daß bereits in einer wenig bekannten Arbeit von Filarzky eine Andeutung dessen gegeben sei, was er selbst ausführlich auseinandersetzte.

Winkler freilich hat die soeben vorgetragenen Auffassungen einer eingehenden Kritik unterzogen. Er bezweifelt die von Ernst gegebene Deutung und meint, es gäbe zwei Möglichkeiten, um die Befunde an Chara crinita zu erklären. Entweder könne in einer Scheitelzelle der weiblichen Pflanze von Chara crinita, die an sich haploid war, eine Verdoppelung der Chromosomenzahl zustande gekommen sein, oder aber es wurde bei der Keimung einer normalen Zygote die Reduktionsteilung wie gewöhnlich durchgeführt, dann aber gingen nicht drei von den vier Enkeln des Zygotenkernes zugrunde, sondern nur zwei, während die beiden überlebenden verschmolzen. Winklers Hypothesen konnten naturgemäß auch nicht nachgeprüft werden, und so muß man weiteres der Zukunft überlassen.

Natürlich ist es keineswegs ausgeschlossen, daß auch andere parthenogenetische Algen in derselben Weise, wie Ernst vermutet, einer Kreuzung ihr Dasein verdanken, und es ist durchaus möglich, daß die auf S. 160 bis 161 erwähnten Fälle teilweise oder völlig hierher zu zählen sind. Ich habe sie zunächst dort belassen, weil sie experimentell nicht so geklärt sind, daß eine Umgruppierung gerechtfertigt erscheinen möchte.

### h) Allgemeine Schlüsse.

Im vorstehenden haben wir etwas dogmatisch nach Kategorien die Bedingungen abgehandelt, unter welchen in gewissen Fällen die Fortpflanzung einiger Algen vonstatten geht resp. in den Kulturen erzielt werden kann. Trotzdem wir dabei mehrfach auf ungeklärte Dinge, auf das Ineinandergreifen sehr verschiedener Faktoren hingewiesen haben, muß doch betont werden, daß in Wirklichkeit wohl alles noch bunter ist, als es nach unserer Darstellung scheinen könnte, die naturgemäß das herausgriff, was voll geklärt ist. Man denke nur an Hydrodictyon. Wir erwähnten schon, daß in derselben Zelle die Kräfte, welche auf Zoosporenbildung abzielen, ständig mit solchen kämpfen, welche Gametenbildung zum Endziel haben; und in diesen Kampf der Teilchen greifen alle die variablen Dinge ein, die wir Außenwelt nennen, verhelfen bald den einen, bald den anderen Bestrebungen zum Siege, sorgen aber auch wieder dafür, daß dieser Sieg niemals ein vollständiger wird. Doch da-

mit nicht genug, zeitweilig werden die gesamten, auf Fortpflanzung abzielenden „Tendenzen“ in den Hintergrund gedrängt, es treten Kräfte hervor, die nur auf Betätigung vegetativer Reaktionen abzielen usw.

Bei anderen Algen (und Pilzen) ist es nicht viel anders, und da ist es begreiflich, daß der Experimentator nicht immer zu völlig glatten Resultaten kommt, und daß er selber den Wunsch hegt, die viel versprechenden Anfänge weiter ausgebaut zu sehen.

Das ist um so notwendiger, als nahe verwandte Algen sich recht verschieden verhalten. Z. B. macht FREUND die folgende Zusammenstellung: Zoosporenbildung erfolgt bei

Oedogonium capillare
1. durch Verdunkelung,
2. durch Rohrzuckerlösung von 4—10% in mäßigem Licht,
3. durch verdünnte Nährlösung im Licht, wenn vorher Reservestoffe in Menge gespeichert waren.

Oedogonium diplandrum
1. durch Übergang aus fließendem in stehendes Wasser,
2. durch Übergang aus niederer in höhere Temperatur,
3. durch Übergang aus Nährlösung in Wasser.

Oedogonium pluviale
1. durch Übergang aus Nährlösung in Wasser,
2. durch Übergang in verdünnte Nährlösung, wenn vorher Reservestoffe gespeichert waren,
3. durch Verdunkelung der Kulturen in destilliertem Wasser.

Einstweilen ist nicht ersichtlich, wie diese überaus verschiedenen Befunde unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen sein werden, und doch muß man das von der Zukunft erhoffen.

Die angedeuteten Kombinationen und Komplikationen haben auch vielfach noch den Einblick in die Vorgänge verschleiert, welche sich in bestimmten Fällen und an bestimmten Orten im Freien abspielen. Können wir auch bisweilen sagen, daß gestern oder heute in einem Bach, einem Graben usw. der oder jener Faktor Fortpflanzung ausgelöst habe, so sind wir doch weit davon entfernt, stets mit Sicherheit entsprechende Schlüsse ziehen zu können. Also auch in dieser Richtung wird man noch viel von der Zukunft erwarten.

Zum Schluß will ich betonen, daß es sich in dem Vorstehenden nur um die Auswahl einiger, besonders klarer Beispiele handeln konnte. Ich habe darauf verzichtet, alle Details aus der Literatur auszugraben.

Die Bildung der Zoosporen, so sahen wir, wird stets von anderen Faktoren ausgelöst als die der Gameten, und das ruft die Frage wach, welche Bedeutung wohl der einen wie der anderen Form der Fortpflanzung zukommen möge. Die Zoosporen scheinen mir der Massenverbreitung zu dienen, sie werden demnach meist in großer Zahl von jedem Individuum gebildet und sollen wohl der Alge ein Verlassen des Wohnsitzes ermöglichen, wenn an diesem die Lage minder günstig geworden ist. Es könnte sich wohl um ein Ausschwärmen zwecks Aufsuchens neuer Plätze handeln, bei welchem freilich viele der ausgesandten Zellen zugrunde gehen. Da aber die Schwärmer auch nicht übermäßig widerstandsfähig sind, wird der Faktor, der ihre Bildung auslöst, auch nicht zu energisch wirken und keine tiefgreifenden Veränderungen an den Zoosporen wie an den Mutterpflanzen hervorrufen dürfen, die ja selber dabei nicht zugrunde zu gehen pflegen.

Das ist schon anders bei den Akineten usw. Diese bleiben ja oft genug allein bei den Veränderungen übrig, die zu ihrer Bildung führen; sind es doch meist auch starke Eingriffe, die sie auslösen.

Nicht ganz unähnlich gestalten sich die Dinge bei den weitaus meisten Süßwasseralgen, wenn die Bildung von Gameten und Zygoten einsetzt. Auch hier führen tiefgreifende Veränderungen in der Beleuchtung, der Temperatur, dem Wasservorrat u. a. zur Auslösung der geschlechtlichen Fortpflanzung und dann zur Bildung von Dauerzygoten, welche alle ungünstigen Lebenslagen zu überstehen vermögen. Ich erinnere nur an das Austrocknen der Tümpel und anderen kleinen Wasserbehälter, in welchen diese Formen ja meist leben. Erhalten bleibt hier in der Regel nur die Zygote, alles übrige, d. h. alle vegetativen Organe, gehen zugrunde. So würde man geneigt sein, in der geschlechtlichen Fortpflanzung das Mittel zum Überstehen ungünstiger Zeiten zu erblicken. Allein, das geht aus vielen Gründen nicht an. Bei den erwähnten Algen verkettet sich dieser Prozeß allerdings mit der Bildung von Dauerstadien, bei vielen anderen aber tut er es nicht, und das sind fast alle Meeresalgen — Siphoneen, Phaeo- und Rhodophyceen. Sie entfalten oft — Dasycladus, Fucus u. a. — so massenhaft Gameten und Zygoten, daß diesen die Vermehrung und Verbreitung in dem gleichen Maße zugewiesen erscheint, wie den Zoosporen der Ulothrix, Cladophora usw.

Läßt sich nach dieser Richtung demnach, wie auch kaum zu erwarten war, ein bestimmter Sinn für die geschlechtliche Fortpflanzung nicht herausbringen, so muß man ihn in anderer suchen. Leider scheint es mir bei dem Suchen einstweilen auch sein Bewenden zu haben trotz aller Hypothesen, die auf dieses Ziel verwendet sind.

Natürlich ist in diesem Buche nicht der Ort, das Wesen der Sexualität zu ergründen, auch soll von Leben und Tod nicht wesentlich die Rede sein. Diese Fragen sind von WEISMANN, KORSCHELT, DOFLEIN, VERWORN zusammenfassend behandelt, und in diesen Schriften ist auch die weitere Literatur des Inlandes wie des Auslandes angegeben. Alle Beobachtungen an den Algen bestätigen die Tatsache, daß diese Organismen durch zahllose Generationen vermehrt werden können, ohne sich irgendwie in der Form zu verändern, unter der Voraussetzung, daß die äußeren Bedingungen einschließlich der Nahrungszufuhr konstant bleiben. Das geht aus allen Versuchen von KLEBS ganz unzweideutig hervor und ist durch HARTMANN an Eudorina, neuerdings LÜBSCH, bestätigt worden, nachdem von zoologischer Seite auf solche Befunde, wie mir scheint, nicht immer der nötige Wert gelegt worden ist. Den Algen gleich verhalten sich die Pilze und auch zweifellos eine Menge von Flagellaten. Das bekannteste Beispiel hierfür lieferte WOODRUFF, der von Paramaecium in 7 Jahren über 4500 Generationen erzog, ohne daß eine Veränderung irgendwelcher Art bemerkt wurde.

Nun wird vielfach angegeben, daß solche Kulturen Depressionserscheinungen zeigen, d. h. gewisse Abschwächungen im Wachstum usw., welche dann auch andere Formbildungen auslösen. Auf diese Dinge ist von mancher Seite viel Wert gelegt worden, allein, ich glaube doch mit vielen Forschern, daß hier Hemmungen vorlagen, bedingt durch Kulturen, in welchen die Flüssigkeit und damit das Nährmaterial nicht genügend erneuert wurde. Eigene Produkte der gezogenen Organismen oder Nährstoffmangel dürften somit die Ursachen jener Depressionen sein. Natürlich sind sie, wie alle anderen Faktoren, die wir

oben beschrieben, imstande, besondere Formen der Fortpflanzung auszulösen. Um diese zu erklären, bedarf es meines Erachtens nicht der Annahme einer Abnutzung oder irgend etwas ähnlichem im Getriebe der Zellen, die aus sich selbst heraus etwa die Sexualität in die Erscheinung treten läßt. Eher möchte ich auf etwas anderes hinweisen: Je länger ein Organismus unter Bedingungen lebt, welche die Voraussetzung für die Sexualität sind, um so leichter wird diese durch einen minimalen Anstoß ausgelöst. Wie leicht kann ein solcher im Versuch übersehen werden?! Und dann halten wir das erste für die Ursache.

Nach allem muß man für die Algen sagen, daß sie in WEISMANNS Sinn unsterblich sind. Ob das für alle Gruppen in gleicher Weise zutreffe, steht noch dahin. Ich stimme HARTMANN zu, wenn er weitere Untersuchungen für verschiedene Abteilungen des Reiches der Organismen fordert. Das ist für mich bequem, weil ich damit weiterer Erörterungen enthoben bin, die freilich auch, wie schon gesagt, in diesem Buche keinen Platz hätten.

---

## Literatur.


ALEXEJEFF, A., Sur la position des Monadiés dans la systématique des Flagellées etc. Bull. soc. zool. de France 1911. **36**, 96.

ANDREWS, F. M., Conjugation of two different species of Spirogyra. Bull. Torrey bot. club. 1911. **38**, 299.

ARTARI, Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892.

—, Zur Physiologie der Chlamydomonaden. 1. Versuche und Beobachtungen an Chlam. Ehrenbergii und verwandten Formen. Jahrb. f. w. Bot. 1913. **52**, 410. 2. Einige neue Versuche und Beobachtungen. Ebenda 1914. **53**, 527.

BARY, A. DE, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze 1884. S. 133 Generationswechsel.

BEHRENS, J., Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei Fucus vesiculosus. Ber. d. d. bot. Ges. 1886. **4**, 12.

BELAJEFF, W., Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora 1894. Suppl. 1. Hier Literatur.

—, Über die Cilienbildner in spermatogenen Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16**.

—, Über Centrosomen in den spermatogenen Zellen. Das. 1899. **17**, 199.

BENECKE, W., Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898. **56**, 83.

—, Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Konjugatenfäden. Pringsh. Jahrb. 1898. **32**, 453.

BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

BLAKESLEE, A. F., Sexual Reproduction in the Mucorineae. Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences 1904. **40**.

—, Sexuality in Mucors. Science N. S. 1920. **51**.

BONNET, J., Reproduction sexuée et alternance des générations chez les algues. Progressus rei botanicae 1914. **5**.

BOWER, F. O., Fortpflanzung der Gewächse (Farne) Handw. d. Naturwiss. **4**, 204.

—, The origin of a Land Flora, a Theory based upon the facts of Alternation. London 1908.

—, On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Annals of bot. 1889/91. **4**, 347.

—, Studies in the morphology of spore-producing members. V. Phil. Transact. of roy. soc. of London 1903. Ser. B. **196**, 191.

BOVERI, TH., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München 1889. **5**, 73.

—, Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entwicklungsmech. 1896. **2**, 394.

—, Merogonie und Ephebogenesis, neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anzeiger 1901. **19**, 156.

Boveri, Th., Über Befruchtung. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1892. **1**, 386.
Braun, Al., Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1856. S. 311.
Brüel, L, Zelle. Handwörterb. d. Naturw. **10.**
Bruns, E., Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora 1894. **79**, 159.
Buder, J., Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreiche. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 559.
—, Der Generationswechsel der Pflanzen. Monatshefte f. d. naturw. Unterricht 1916. **9.**
Cavers, F., The life cycle of red algae. Knowledge 1912. **9**, 270.
Celakowsky, L. J., Über den Ursprung der Sexualität bei den Pflanzen. (Ungar.) Ref. Botan. Zentralbl. 1904. **95**, 37.
—, Über den dreifachen Generationswechsel der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. k. Ges. d. Wiss. in Prag 1877. S. 151.
Claussen, P., Fortpflanzung im Pflanzenreich. Kultur der Gegenwart.
Conrad, W., Observations sur l'Eudorina elegans. Rec. inst. bot. Bruxelles 1903. **9**, 321.
Dangeard, P. A., Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le Polytoma uvella. Le Botaniste 1901. **8**, 1.
Davis, B. M., The origin of the sporophyte. The Amer. Natural. 1903. **37**, 411.
—. The sexual organs and sporophyte generation of the Rhodophyceae. Bot. Gaz. 1905. **39**, 64.
—, Spore formation in Derbesia. Ann. of. bot. 1908. **85**, 1.
—, Nuclear phenomena of sexual reproduction in Algae. Amer. Natural. 1910. **44**, 513.
—, Life history in the red algae. Amer. Natural. 1916. S. 502.
Delage, Y., Études sur la mérogonie. Arch. de zool. expérim. et gén. 1899. 3. sér. **7**, 383.
—, Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique. Das. 1899. **7**, 511.
Desroche, P., Influence de la température sur les zoospores de Chlamydomonas. Compt. rend. 1912. **154**, 1244.
—, Sur une transformation de la sexualité provoquée chez une Vaucheria. C. r. Soc. biol. 1910. S. 198.
Dill, O., Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Pringsh. Jahrb. 1895. **28.** Auch Diss. Basel 1895.
Doflein, F., Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei Pflanzen und Tieren. Verlag G. Fischer Jena 1919. S. 126.
—, Polytomella agilis. Zool. Anzeiger 1916. S. 274.
Dungern, E. v., Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1901. **1**, 1.
Entz, G., Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. Verh. d. d. zool. Gesellsch. 1913. **23.**
Ernst, A., Beitrag zur Morphologie und Physiologie von Pitophora. Ann. de Buitenzorg 1908. 2 sér. **7**, 18.
—, Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1917. **17**, 205.
—, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
Farmer, J. B. and Williams, J. Ll., Contributions to our Knowledge of the Fucaceae. Their Life-history and Cytology. Phil. Transact. of the Bot. soc. of London 1898. Ser. B. **190.**
Fischer, A., Über die Geißeln einiger Flagellaten. Pringsh Jahrb. 1894. **26**, 187.
—, Unters. über Bakterien. Pringsh. Jahrb. 1894. **27**, 1.
Fitting, Hans, Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung usw. Zeitschr. f. Botanik. **1**, 1.
Francé, R. H., Experimentelle Untersuchungen über Reizbewegungen und Lichtsinnesorgane der Algen. Zeitschr. f. d. Ausban d. Entwicklungslehre 1908. **2.**
—, Die Lichtsinnesorgane der Algen. Monographien z. Ausbau d. Entwicklungslehre. München 1908.
Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Ztg. 1904. **62.** Auch Diss. Basel.
Freund, Hans, Über die Gametenbildung bis Bryopsis. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. **21**[1], 55.
—, Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschl. Fortpflanzung d. Algen. Flora 1908. **98**, 41.
Georgewitch, P., Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901.
—, Über die kernlosen und die einen Überfluß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei Zygnema. Hedwigia 1904. **44**, 50.
—, Etude de la génération sexuée d'une algue brune. Comptes rend. 1918. **167**, 595.

Gerassimoff, J. J., Über die Größe des Zellkerns. Beih. z. bot. Zentralbl. 1904. **18**, 45.
—, Ätherkulturen von Spirogyra. Flora 1905. **94**, 79.
Gerneck, R., Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. **21²**, 222.
Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch. Bd. **3¹**.
—, Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902. **90**, 279.
Goeldi, E. A. u. Fischer, Ed., Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich usw. Bern 1916.
Guignard, L., Développement et constitution des anthérozoides. Algues. Revue gén. de bot. 1889. **1**, 136.
Haberlandt, G., Physiol. Pflanzenanatomie. 4. Aufl.
Häcker, V., Über die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anatom. Anzeiger 1902. **20**, 440.
—, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1902. N. F. **30**.
Hamburger, Cl., Zur Kenntnis d. Dunaliella salina usw. Archiv f. Protistenkunde 1905. **6**, 111.
Hartmann, Max u. Prowazek, S., Blepharoplast, Caryosom u. Centrosom. Archiv f. Protistenkunde 1907. **10**, 306.
Hartmann, Max, Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reductions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. d. zool. Ges. 1914.
—, Unters. über die Morphologie u. Physiologie des Formwechsels. II. Über die dauernde, rein agame Züchtung von Eudorina elegans usw. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. 1917. S. 760.
—, Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Die Naturwissenschaften 1918. S. 348.
—, Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre 1918. **20**, 1.
—, Unters. üb. d. Morphol. u. Physiol. des Formwechsels d. Phytomonadinen. 1. Über d. Kern- u. Zellteilung von Chlorogonium elongatum. Doug. Archiv f. Protistenkunde 1918. **39**.
—, Flagellata. Handwörterb. d. Naturwiss. **3**.
Hemleben, Hans, Über d. Kopulationsakt u. d. Geschlechtsverhältnissen der Zygnemales. Bot. Archiv 1922.
Hertwig, O. u. R., Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1887. **20**, 120.
—, O., Experimentelle Studien am tierischen Ei. Das. 1890. **24**, 268.
—, u. R., Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München 1899.
Hoyt, W. D., Periodicity in the production of the sexual cells of Dictyota dichotoma (2 charts). The bot. gaz. 1907. **43**, 382.
—, Alternation of generations and sexuality in Dictyota dichotoma. Bot. Gaz. 1910. **49**, 55.
Jahn, Myxomycetenstudien. 3. Kernteilung u. Geißelbildung bei den Schwärmern von Stunonitis Alaccida Liebr. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22**.
Janet, C., L'alternance sporophyto-gamétophytique de générations chez les algues. Limoges 1914.
Jennings, H. S., Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie u. Psychologie. Übersetzt v. Mangold. Leipzig u Berlin 1914.
Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.
Ikeno, S., Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese. — Marchantia polymorpha. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1903. **15**, 65.
—, Blephoroplasten im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. 1904. **24**, 211.
—, Zur Frage nach der Homologie der Blepheroplasten. Flora 1906. **96**, 538.
Kjellman, F. R., Über die Algenvegetation des murmanischen Meeres usw. Nova acta reg. soc. scient. Upsal. Jubelband 1877.
Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen 1888. **2**, 489.
—, Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum Roth. Bot. Ztg. 1891. **49**.
—, Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Das. 1893. **13**, 641.
—, Über einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. Jena 1895.

Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. Hier Literatur.
—, Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Zentralbl. **19**, 209.
Kniep, Hans, Untersuchungen üb. den Antherenbrand (Ustilago violacea Pers). Zeitschr. f. Botanik 1919. **11**, 258.
—, Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. der physik. med. Ges. zu Würzburg 1922. N. F. **46**.
—, Über Geschlechtsbestimmung u. Reduktionsteilung. Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg 1922. N. F. **47**.
Koernicke, M., Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 1901.
Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod. Beitr. z. pathol. Anatomie u. z. allg. Pathologie 1917. **63**.
Kuckuck, P., Beiträge zur Kenntnis einiger Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Botan. Zentralbl. 1891. **48**.
—, Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland II. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 1897. **2**, 397.
—, Neue Untersuchungen über Nemoderma. Wissensch. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland 1904. N. F. **5**.
—, Über den Bau u. d. Fortpflanzung von Halicystis u. Valonia. Botan. Zeitg. 1907.
Kylin, Harald, Generationswechsel u. Kernphasenwechsel. Die Naturwissenschaften 1917.
—, Die Entwicklungsgeschichte von Griffithia corallina (Lightf.) Ag. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8**, 97.
Lewis, J. F., Alternation of generations in certain Florideae. Bot. Gazette 1912. **53**, 236.
—, The life history of Griffithia Bornetiana. Ann. of Bot. 1909. **23**, 639.
—, Periodicity in Dictyota of Naples. Bot. Gaz. 1910. **50**, 59.
Livingston, B. E., Notes on the physiology of Stigeoclonium. Bot. Gaz. 1905. **39**, 297.
—, Physiological properties of Bog. Water. Bot. Gaz. 1905. **39**, 348.
—, On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Bot. Gaz. 1900. **30**, 289.
—, Further notes on the physiology of polymorphism in green algae. Contr. Hull. bot. Lab. 32. Das. 1901. **32**, 292.
—, Chemical stimulation of a green Alga. Bull. Torrey bot. Club. 1905. **32**, 1.
Loeb, J., On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin (Arbacia). Amer. Journ. of Physiol. 1900. **3**, 434.
—, Experiments and artificial parthenogenesis in Annelids (Chaetopterus) etc. Das. 1901. **4**, 423.
Lotsy, J. B., Balanophora globosa Jungh. Ann. de Buitenzorg 1899. 2. sér. **1**, 185.
—, Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen usw. Flora 1904. **93**, 65.
—, Über die Begriffe Biaiomorphose, Biaiometamorphose, x-Generation, 2x-Generation. Recueil des travaux bot. Néerl. 1904. **1**.
—, Über den Einfluß der Cytologie auf die Systematik. Wiss. Ergebnisse des internat. bot. Kongreß Wien 1905. S. 297.
Maire, La biologie des Urédinées. Progressus rei bot. 1913. **4**, 112.
Mangenot, G., La structure des Anthérozoides des Fucacées. Comptes rendus 1921. **172**, 1198.
Mast, Light reactions in lower organisms. II. Volvox, Journ. of comp. Neurology and Psychology 1907. **17**.
Merton, Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1908. **90**.
Meves, Fr., Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. Archiv f. mikr. Anatomie 1918 **91**, 272.
Meyer, Fritz, Jürgen, Der Generationswechsel als Wechsel verschiedener Morphoden. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 381.
Migula, W., Die Characeen. Rabenhorsts Kryptogamenflora. Bd. 5.
Möbius, K., Die äußeren Lebensverhältnisse der Seetiere. Rede gehalten auf der Versammlg. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Hamburg 1876.
Montemartini, Luigi, Appunti di Ficobiologia. Nuova Natoricia 1901. **12**.
Mottier, D. M., The development of the spermatozoid in Chara. Annals of bot. 1904. **18**, 246.
—, Fecundation in Plants. Washington 1904. (Reichl. Literatur.)
—, Nuclear- and Cell-Division in Dictyota dichotoma. Ann. of bot. 1900. **14**, 163.
Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre 1884.
Nathansohn, Al., Über Parthenogenesis bei Marsilia. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18**, 99.

Oltmanns, Friedr., Über Phototaxis. Zeitschr. f. Botanik 19.
Overton, J. B., Beitr. zur Kenntnis der Gattung Volvox. Botan. Zentralbl. 1889. **39**, 115.
—, Artificial Parthenogenesis in Fucus. Science 1913. N. S. **37**, 841.
Pascher, A., Studien über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen. Bibliotheca botanica 1907. **67**.
—, Über merkwürdige amöboide Stadien einer höheren Grünalge. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. **27**, 143.
—, Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: Chlamydomonas. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 228.
—, Undulierende Samengeißeln einer grünen Flagellate. Archiv f. Protistenkunde 1917. **37**, 191.
—, Oedogonium, ein geeignetes Objekt für Kreuzungsversuche an einkernigen, haploiden Organismen. Ebenda 168. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 168.
—, Über amoeboide Gameten, Amoebozygoten und diploide Plasmodien bei einer Chlamydomonadine. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 352.
—, Über die Beziehung der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 163.
Peince, J. G. u. Randolph, F. A., Studies of irritability in Algae. Bot. Gaz. 1905. **40**, 321.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl.
—, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Akad. d. Wiss. 1890. **16**, Nr. 2.
Pirotta, R., L'alternanza di generazioni nelle piante inferiori. Rivista di sc. nat. „Natura" 1914. **5**.
Plenge, H., Verbindung zwischen Geißel und Kern bei den Mycetozoen und bei Flagellaten. Verh. d. naturh. med. Vereins Heidelberg. 1899. N. F. **6**.
Pringsheim, N., Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Pringsh. Jahrb. 1878. **11**, 1.
Prowazek, S., Kernteilung und Vermehrung bei Polytoma. Östr. bot. Zeitg. 1901.
Raciborski, M., Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora 1896. **82**, 107.
Renner, O., Zur Terminologie des Generationswechsels. Biolog. Zentralbl. 1916. **36**, 337.
Rigg, G. B., and Dalgity, A. D., A note on the generations of Polysiphonia. (1 fig.) The bot. gaz. 1912. **54**, 164.
Rosenvinge, K., The marine algae of Danmark. 2. Rhodophyceae II. Kgl. danske Vidensk. Selsk. Skrifter 1917. 7. Raekk. Naturvidensk og Math. Afd. **7**, 2.
Rothert, W., Der Augenfleck der Algen und Flagellaten — ein Chromoplast. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 91.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. 230. Generationswechsel.
Schiller, J., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung Ulva. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien 1907. S. 116[1].
Schmitz, Fr., Chromatophoren der Algen.
—, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. usw. 1880. **13**.
Schniewind-Thies, J., Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen usw. Jena 1901.
Schubery, A., Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Archiv f. Protistenkunde 1905. **6**.
Schütt, Fr., Zentrifugale und simultane Membranverdickungen. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot. 1900. **35**, 470.
Semper, K., Existenzbedingungen der Tiere. Intern. wiss. Bibl. Bd. 39.
Shaw, W. R., Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16**, 177.
Solms-Laubach, H. Graf zu, Referat über Harper. Bot. Ztg. 1900. **58**, 375.
Strasburger, E., Schwärmsporen, Gameten, pflanzl. Spermatozoiden u. d. Wesen d. Befruchtg. Histol. Beitr. 1892. IV.
—, Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl. Biol. Zentralbl. 1894. **14**, 817.
—, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Jena 1900.
—, Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Bot. Ztg. 1900. **58**[2], 293.
—, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr. 1900. **6**.
—, Über Befruchtung. Das. 1901. **59**[2], 353.
—, Über Reduktionsteilung. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Math.-phys. Kl. 1904. S. 587.

STRASBURGER, E., Histologische Beiträge. **6.** Centrosomen und Cilienbildner. Hier weitere Literatur.
TAHARA, M., On the periodical liberation of the Oospheres in Sargassum. The bot. Magazine Tokyo 1909. **23,** 151.
—, Oogonium liberation and the embryogeny of some fucaceous Algae. Journ. coll. sc. univ. Tokyo 1913. **32,** 9, 1—13.
TÉODORESCO, E. C., Organisation et développement du Dunaliella etc. Beih. z. bot. Zentralbl. 1905. **18,** 216.
—, Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella. Rev. gén. bot. 1906. **18,** 353.
TIMBERLAKE, H., G., Development and structure of the swarmspores of Hydrodictyon. Trans. Wisconsin Acad. Sc. 1902. **13,** 486.
TISCHLER, Chromosomenzahl, Form u. Individualität. Progressus rei bot. 1915. **5.**
TRÖNDLE, A., Über die Kopulation u. Keimung von Spirogyra Bot. Ztg. 19. **65,** 187.
TRANSEAU, E. N., Hybrids among species of Spirogyra. Amer. Naturalist 1919. **53,** 109.
ULEHLA, VL., Ultramikroskop. Studien über Geißelbewegung. Biol. Zentralbl. 1911. **31,** 645.
VAIZEY, J. R., Alternation of generations in green plants. Ann. of bot. 1890. **4,** 371.
VERWORN, MAX, Tod. Handw. d. Naturwiss. **9,** S. 1237.
VINES, S. H., On Alternation of generations in the Thallophytes. Journ. of bot. 1879.
WALZ, J., Über die Entleerung der Zoosporangien. Botan. Ztg. 1870. **28,** 690.
WEBBER, H. J., Development of the Antherozoids of Zamia. Bot. Gaz. 1897. **24,** 16 und **24,** 223.
—, Spermatogenesis and Fecundation in Zamia. Bureau of Plant Industry. U. S. Dep. Agricult. Bull. 1901. Nr. 2.
WENT, C. F. A. F., Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Pringsh. Jahrb. 1890. **21,** 299.
v. WETTSTEIN, FRITZ, Künstliche haploide Parthenogenese bei Vaucheria und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1920. **38,** Heft 7, 260.
WILLE, N., Studien über Chlorophyceen. Meddelser fra den biologiske Stat. ved Dröbak. Videnskabsselskabets Skrifter. I. Math.-nw. Kl. 1900. Nr. 6.
WILLIAMS, J. LLOYD, Studies in the Dictyotaceae. I. Cytology of the Tetrasporangium etc. Annals of bot. 1904. **18,** 143.
—, Studies in the Dictyotaceae. II. The cytology of the gametophyte generation. Das. 1904. **18,** 183.
—, Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Bot. 1904. **18,** 141 und 183, 1905. **19,** 531.
WINKLER, H., Merogonie und Befruchtung. Pringsh. Jahrb. 1901. **36,** 753.
—, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progressus rei bot.1908. **2.**
—, Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl. Zeitschr. f. Bot. 1916.
—, Verbreitung u. Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920.
WOLFE, J. J., Cytological studies in Nemalion. Ann. of Bot. 1904. **18,** 607.
WOLLENWEBER, W., Das Stigma v. Haematococcus. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25,** 316.
ZACHARIAS, E., Über Spermatozoiden. Botan. Ztg. 1881.
ZIEGLER, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mechanik 1898. **6,** 249.

# III. Die Ernährung der Algen.

Das Leben der Algen ist bei der weitaus größten Zahl derselben an das Wasser gebunden, in welchem sie untergetaucht vegetieren; nur eine geringe Zahl gedeiht in feuchter Atmosphäre, ohne auf Benetzung durch flüssiges Wasser angewiesen zu sein (s. Kap. Luftalgen).

Was man aber gemeinhin als Wasser bezeichnet, ist, wie jedermann weiß (und ROTHs Geologie gibt darüber weitere Auskunft), ein sehr dehnbarer Begriff, weil man es stets und immer zu tun hat mit mehr oder weniger konzentrierten Lösungen anorganischer Verbindungen, zu welchen in stagnierenden Sümpfen, Torfwässern usw. auch organische Körper hinzutreten mögen.

So wenig wie alle im Boden gegebenen Salze Nährsalze sind, so wenig kommen auch alle Bestandteile des Süß- und Salzwassers als Nährmaterialien in Betracht. Vor allem werden wir in einem späteren Abschnitte zu zeigen haben, daß das Chlornatrium der Meere in denjenigen Stoffwechsel, der zur Synthese von Baumaterial führt, nicht eingreift. Damit aber gestalten sich gerade diese Vorgänge bei Süß- und Salzwasseralgen relativ gleichartig, sie ermöglichen uns demnach eine einheitliche Behandlung der Ernährungsfrage für die beiden biologisch so verschiedenen Gruppen.

Die angeführte Tatsache dokumentiert aber auch sofort, daß der Stoffwechsel der Algen von dem anderer farbiger Wassergewächse nicht wohl fundamental verschieden sein kann.

Nur auf eines darf gleich hier hingewiesen werden: die Algen haben keine „Wurzeln" in dem Sinne wie die höheren Wasserpflanzen. Wir haben zwar in den ersten Bänden unseres Buches viel von Haftorganen und ähnlichen Dingen berichtet, allein es unterliegt keinem Zweifel, daß diese nur die Verankerung der Pflanze in bestimmter Tiefe und nichts anderes bezwecken. Auch losgelöste Algen ernähren sich nach allen bislang vorliegenden Erfahrungen normal. Eine Störung kann höchstens dort eintreten, wo die Haftscheiben und basalen Regionen (Dumontia, Delesseria usw.) als Speicher für Reservestoffe fungieren.

Danach ist die ganze Oberfläche einer Alge zur Nahrungsaufnahme befähigt. Eine solche wird durch die feine Zerteilung der Algenthallome natürlich erheblich gefördert, und wo solche fehlt, wie bei den derben Tangen, da fungieren vielleicht die farblosen Haarbüschel, die ja so häufig besonders bei braunen und roten Algen vorkommen, als aufnehmende Organe. Bewiesen ist freilich davon nicht viel, wir werden auf die Sache zurückkommen, wenn wir von der Lichtwirkung auf die Algen reden.

# 1. Anorganische Nährstoffe.

## a) Die einzelnen Elemente.

Auf Grund seines Gehaltes an kohlensauren Alkalien reagiert das Seewasser derart alkalisch, daß man nach TORNOE, JACOBSEN u. a. jene Substanzen direkt durch Titrieren bestimmen kann. Das Süßwasser kann neutral sauer oder alkalisch reagieren, je nach den Umständen, über die wir weiter unten in dem Abschnitt über die Bilanz der Nährstoffe berichten. Danach sind die Meeresalgen an alkalische Lösungen angepaßt, und viele Süßwasseralgen vertragen diese zum mindesten, manche verlangen sie sogar. MOLISCH sah Süßwasseralgen in einer schwach alkalischen Lösung am besten gedeihen. OSWALD RICHTER wies Analoges für die Meeresdiatomee Nitschia putrida auf Grund von Reinkulturen nach, und auch sonst finden sich Angaben (z. B. bei FRANK u. PRINGSHEIM), wonach schwach alkalische Reaktion der Nährlösung von Algen verlangt oder doch ertragen wird.

Nach ARTARI verlangt weiterhin Chlorella alkalische Reaktion, und Chorella luteo-viridis gedeiht nach KUFFERATH gut in einer 2—3%igen Lösung von $K_2CO_3$, verträgt aber noch 5%. Die Algen, welche MIGULA und FRANK gegen geringe Mengen von organischen und anorganischen Säuren sehr empfindlich fanden, dürften Alkalien vertragen. Demgegenüber wurde nach BOKORNY Spirogyra durch Ammoniak schon in einer Lösung von 1 : 100 000 getötet. BENECKE hatte also recht, wenn er die an einzelnen Arten gemachten Beobachtungen nicht als allgemein gültig ansah. In PRINGSHEIMS Reinkulturen verlangte z. B. Cosmarium möglichst neutrale Reaktion. Haematococcus pluvialis kann nach diesem Forscher auf neutraler, auf schwach saurer, wie auf schwach alkalischer Unterlage gedeihen. BENECKE wie PRINGSHEIM züchteten fernerhin Algen, welche durch Alkalien stets geschädigt, auf schwach sauren Lösungen gut gedeihen. Das gilt besonders für die mehrfach untersuchte Euglena. Nach ZUMSTEIN sollte dieser Protist Zitronensäure bis zu 2% vertragen, spätere Beobachtungen aber (TERNETZ, PRINGSHEIM, LINSBAUER, SCHÜLER) geben an, daß die von ihnen bearbeiteten Formen weit geringere Mengen von dieser Säure ertragen, d. h. etwa 0,01 bis 0,05% je nach dem Kulturmedium, in dem sie sich befinden. Das Verhalten ist wohl je nach Spezies verschieden, denn nach KOSTER stirbt Euglena gracilis erst in 5% Zitronensäure ab, während andere Arten schon bei 0,25% zugrunde gingen. LINSBAUER prüfte das Verhalten verschiedener Säuren und fand bei Fettsäuren eine Abnahme der Giftwirkung in dem Maße, als das Molekulargewicht steigt, die Wirkung hängt ab vom H.-Ion. Andererseits wirken einwertige Oxysäuren am schwächsten, mehrwertige am stärksten.

Im natürlichen Verlauf der Ereignisse kann zweifellos durch die Stoffwechselprodukte ein Umschlagen der Reaktion in der umgebenden Flüssigkeit erfolgen. Z. B. wird (REED) bei Zugabe von $Ca(NO_3)_2$ in der Nährlösung mehr $-NO_3$ verbraucht als $Ca-$, es entsteht $CaCO_3$ und macht das Wasser alkalisch. Dadurch gehen dann die Algen mehr oder weniger leicht zugrunde. KUFFERATH wies in den Kulturen der Chlorella luteo-viridis eine Abnahme von $K_2CO_3$ nach, er meint, es erfolge eine Ausscheidung von Säuren durch die Alge. KRÜGER vertritt eine ähnliche Auffassung. RICHTER hingegen bezweifelt das für Diatomeen. Über veränderte Reaktionen im Gefolge der Photosynthese berichten wir unten.

Gehen wir auf die einzelnen Elemente ein, so hat sich bei den Algen dieselbe Unentbehrlichkeit des Kaliums ergeben wie bei den höheren Pflanzen, und entgegen älteren Angaben und abweichenden Meinungen dürften BENECKE, MOLISCH und RICHTER sicher dargetan haben, daß Kalium auch nicht durch die verwandten Elemente Na, Cs, Rb vertreten werden kann.

Das Natrium ist im allgemeinen entbehrlich. Nur Meeresdiatomeen konnte OSWALD RICHTER ohne dieses Element nicht zum Wachsen bringen. Verarbeitet werden aber nur NaCl und $NaNO_3$. Welche Bedeutung im Stoffwechsel dem Natrium zukommt, steht dahin. Wäre die Haut der Diatomeen mit einer Natrium-Siliciumverbindung imprägniert, dann wäre alles verständlich. Die Sache ist aber noch recht unsicher. Beobachtungen von OSTERHOUT u. a. sollen später besprochen werden.

Schwefel gibt zu nennenswerten Bemerkungen keine Veranlassung, nur weise ich darauf hin, daß im Meerwasser relativ viel an Sulfaten gegeben ist und vielleicht verarbeitet wird. Nach HOAGLAND und LIEB ist viel Schwefel als Sulfat — bis 2,8 % der Trockensubstanz — in den Algenzellen gegeben.

Auch über Phosphor ist wenig zu sagen, die Algen arbeiten mit ihm kaum anders als höhere Pflanzen. KYLIN wies Phosphate in zahlreichen Algen nach; zu einer Anhäufung derselben kommt es aber nur bei Fucaceen und Laminarien. Bei diesen sind sie mikrochemisch leicht in den wachsenden Zonen nachweisbar, aber der Phosphor wird auch reichlich in Laminaria-Stielen und in den alten stammähnlichen Teilen von Fucus usw. aufgefunden.

Nach BOUILHAC und COMÈRE wären die Phosphate durch Arseniate ersetzbar. RICHTER und MOLISCH bezweifeln das. Spuren des As. sind freilich im Meerwasser wie in vielen Algen nachweisbar (TASSILY und LEROIDE).

Während höhere Pflanzen des Kalziums kaum entraten können, ist dies Element nach MOLISCH, LOEW, BENECKE und KLEBS für Algen, wie Hormidium, Ulothrix, Stichococcus, Protococcus usw., entbehrlich. AD. HANSEN wie A. MEYER fanden nur Spuren davon bei Valonia. Das gilt aber nicht einmal für alle Chlorophyceen, denn Spirogyra und Vaucheria gediehen ohne Kalk nicht (s. auch BOKORNY), ebensowenig Chlamydomonas (FRANK) und gewisse Diatomeen (RICHTER). Braun- und Rotalgen verlangen alle Kalzium.

Ersetzt man in Nährlösungen das gesamte Kalzium durch Strontium, so bleiben (LOEW, MOLISCH) Spirogyren wochenlang am Leben. Daraus mag man schließen, daß Ca durch Strontium teilweise vertreten werden könne, aber ein völliger Ersatz tritt sicher nicht ein, denn bei den Strontiumalgen ist die Stärkespeicherung weit geringer als bei den normalen, die Ausbildung der Chromatophoren läßt zu wünschen übrig (LOEW), und zudem bleiben die Querwände meist unvollständig (MOLISCH).

Die Verwendung des Ca im Getriebe der Zelle ist nicht lückenlos geklärt. LOEW hat mit seiner Auffassung, wonach dies Element als Kalziumproteid bei den höheren Algen und den Pflanzen überhaupt in den Kern eingehen müsse, nicht überall Beifall gefunden. BENECKE läßt die Frage offen. Nicht wenige Forscher glauben, daß ohne Ca keine Zellulose gebildet werde, und z. B. hat REED neuerdings angegeben, daß die Zygotenwandung der Spirogyren ohne Kalzium nicht normal ausgestaltet werde.

Molisch schreibt dem genannten Element für alles das keine nennenswerte Bedeutung zu. Doch erscheint es fraglich, ob für alle Algen diese Zweifel berechtigt sind.

Denn nachdem man in der Mittellamelle höherer Pflanzen Ca-Pectate überall nachgewiesen hat, und neuerdings (S. 2) gezeigt wurde, daß für viele Algen Analoges gilt, wird man hier wohl bis zum Beweis des Gegenteils die Notwendigkeit des Kalziums annehmen müssen. Unentbehrlich wird es bei den typischen Kalkalgen sein, bei welchen dieses Element doch notwendig in den Aufbau der Membran einzugehen scheint — wenigstens kenne ich keinerlei Versuche, die auch die Spur eines Gegenteils erweisen möchten.

Im Gegensatze zu diesen typischen Kalkalgen stehen aber andere, welche nur zufällig inkrustiert sind, oder es doch nicht notwendig sein müssen. Ich erinnere an Algen (und Moose), welche in dem Riesel- und Spritzwasser kalkhaltiger Bäche nur gelegentlich und ohne wesentliches eigenes Zutun mit Ca überzogen werden, und weiterhin an die Charen, bei welchen zwar die lebendigen Zellen an dem Prozesse aktiv beteiligt sein dürften, aber doch nur dann in dieser Richtung arbeiten, wenn äußere oder innere Faktoren sie dazu nötigen. Jedenfalls steht fest, daß die gleiche Chara-Art an einem Orte inkrustiert auftritt, am anderen nicht. Niemals inkrustiert sind meines Wissens die Konjugaten.

Was nun die chemischen Umsetzungen betrifft, welche den Inkrustationsprozeß begleiten oder bedingen, so muß doch wohl die Tatsache in den Vordergrund treten, daß die Wasserpflanzen in der Photosynthese Bikarbonat zersetzen und damit das Wasser an Kalzium-Karbonat anreichern, wie das Pringsheim u. a. schon betonten. Das Salz bleibt in geringer Menge gelöst und macht das Wasser alkalisch, ist es im Überschuß da, sinkt es zu Boden — darüber später — oder bedeckt unmittelbar die assimilierenden Pflanzen.

Solche Ausscheidungen aber können verhindert oder wieder aufgelöst werden, wenn das Wasser nicht mit Ca-Bikarbonat gesättigt ist, weil alsdann $CO_2$, die aus irgend einem Grunde in freiem Zustande auftritt, das Karbonat in Bikarbonat überführt.

Geschehen die Karbonatfällungen regellos und scheinbar zufällig, so haben wir die Vorgänge bei Chara u. a.; wird die Masse gesetzmäßig in die Wandungen eingelagert, so ergeben sich die Inkrustationen der Corallineen, Siphoneen usw. Das erscheint einfach, aber die Dinge sind offenbar verwickelter. Hassak fand, daß Charen usw. in Lösungen von $CaSO_4$, $CaCl_2$ usw., denen $CaCO_3$ fehlte, ebensogut Inkrustationen bilden. Tiere machen das umgebende Wasser alkalisch, und Murray glaubt, daß es sich um Ausscheidung von $(NH_4)_2CO_3$ handle. Es müßte dann eine Umsetzung mit Kalksalzen Platz greifen, und aus einer solchen erklären auch Hassak und Pfeffer die an Kalkpflanzen entstehenden Niederschläge. Murray geht weiter und sucht aus ihnen auch die Entstehung von Kalksedimenten im Meer, die Schalenbildung von Tieren usw. zu erklären.

In seiner Physiologie bemerkt Pfeffer ganz richtig, daß hiermit nicht erklärt ist, warum nun der Kalk in einem Falle an den Wasserpflanzen haftet und im anderen nicht; und noch weniger ist aus diesen wie aus anderen Versuchen ersichtlich, welche Faktoren die vielfach eigenartigen und zu den Lebensäußerungen der Gesamtpflanze in Beziehung stehenden Einlagerungen von Kalk an bestimmte Teile und Regionen der Algenmembranen bannen.

Wie wenig hier die Situation geklärt ist, ergibt sich u. a. aus der Tatsache, daß in den Membranen der Acetabularia auch Kalziumoxalat vorkommt.

Diese und ähnliche Erfahrungen haben zu mancherlei Erörterungen Anlaß gegeben und speziell die Frage nahe gelegt, ob denn überall die Kalkmasse außen entstehen und von außen her aufgelagert werden müsse, oder ob sie nicht auch aus der Zelle könne sezerniert werden. Da exakte Versuche, namentlich an Florideen und Siphoneen, die hier wohl allein entscheiden könnten, fehlen, mag auf PFEFFER, KOHL und die dort genannte Literatur verwiesen sein.

Das Gegenstück zu den Kalkalgen bilden andere, welche den Kalk aufzulösen imstande sind, und wenn auch die Furchensteine der alpinen usw. Seen ihre Furchen vielleicht nicht der lösenden Tätigkeit von Algen verdanken (s. unten), so gibt es zweifellos Arten, welchen diese Fähigkeit zukommt, z. B. den in Muschelschalen lebenden Formen, welche u. a. BORNET und FLAHAULT beschrieben haben. Ausscheidungen der lebenden Zellen müssen wohl die Lösung des Substrats bedingen; welcher Art diese sind, ist nicht untersucht, im allgemeinen wird man geneigt sein, analoge Prozesse anzunehmen wie an den Wurzeln höherer Pflanzen.

M a g n e s i u m verwerten natürlich in den Zellen alle Algen. Wo es bei gewissen Corallineen (**2**, 269) in größeren Mengen in der Zellwand auftaucht, wird es freilich kaum als Nährstoff anzusprechen sein.

Auch das E i s e n hat gewiß verschiedene Funktionen in der Algenzelle. Wie bei den höheren Pflanzen greift es in die Chlorophyllbildung ein, außerdem inkrustiert es die Häute wohl in Gestalt von $Fe(OH)_2$. Das ist u. a. der Fall bei Conferven, Cladophoreen, einigen Florideen usw. (MOLISCH, GAIDUKOV). Hier handelt es sich wohl meist um eine Einlagerung in die äußersten, gallertartigen Schichten der Membran; bei Trachelomonas dagegen durchsetzt die Eisenverbindung die ganze Haut, und bei Penium kennzeichnet sie die eigenartigen Stäbchen, die wir in **1**, 109 beschrieben haben. GAIDUKOV weist darauf hin, daß in faulenden Substanzen der gebildete Schwefelwasserstoff sich mit etwa anwesenden Eisensalzen umsetzen könne. Die Algen würden das Schwefeleisen oxydieren und die Umsetzungsprodukte in ihren Häuten speichern. So vollziehe sich eine Reinigung der fraglichen Wässer.

M a n g a n wird nicht selten in der Asche gefunden (s. unten). PEKLO erwähnt eine Cocconeis-Art, welche dieses Element reichlich in seinen Gallertscheiden enthält.

Die K i e s e l s ä u r e ist offenbar für viele Algen kein Bedürfnis, mögen auch Phaeophyceen 0,5—1,5%, Cladophoren gar 10% der Reinasche an Kieselsäure enthalten (s. Zusammenstellung bei KOHL, dazu WILLE). Nur die Diatomeen brauchen natürlich Silicium. RICHTER wies das für Nitschia mit Sicherheit nach.

Von den höheren Pflanzen ist bekannt, daß für sie Nitrate die besten N - Q u e l l e n sind und daß — vorläufig mit wenigen Ausnahmen — Ammoniaksalze die geringere Nährfähigkeit besitzen. Für Hormidium und verwandte Algen aber fanden MOLISCH sowohl wie BENECKE, daß Nitrate und Ammoniaksalze gleich gut Verwendung finden können, derart, daß z. B. Ammoniumphosphat als einzige Stickstoffquelle vortrefflich geeignet ist. Das hat sich späterhin auch für andere Formen vielfach bestätigt, wie aus den Arbeiten von BINEAU, PRINGSHEIM, MAERTENS, RICHTER u. a. zu ersehen. Ganz allgemein kann man sagen, daß die Algen bald Ammonium, bald Nitrate bevorzugen; so verlangt Cosmarium

nur Ammonium (PRINGSHEIM). Hydrodictyon, Conferven u. a. nehmen (BINEAU) gern $NH_4Cl$ usw. TREBOUX findet überhaupt Ammoniumverbindungen für Chlorophyceen günstiger als Nitrate und Nitrite (s. auch FOSTER).

Nach BENECKE u. a. ist es durchaus nicht gleichgültig, in welcher Bindung das Ammonium gegeben wird. Dasselbe gilt für die Nitrate; nach LOEW und BOKORNY wäre $NaNO_3$ günstiger als $KNO_3$, worüber auch WYPLEL und ARBER zu vergleichen wären.

Nitrite werden meistens (PRINGSHEIM) für schädlich gehalten. TREBOUX aber sagt, sie seien in alkalischer Lösung gute N-Quellen, fast besser als Nitrate. In saurer Lösung freilich wirken sie äußerst ungünstig. NATHANSOHN hatte Speicherung von $NaNO_3$ bei Codium u. a. angegeben. Die Sache erweckte Bedenken, doch auch KYLIN konnte eine erhebliche Anreicherung von Nitraten bei Ceramium, Furcellaria, Callithamnion u. a. durch Diphenylamin einfach nachweisen, dagegen vermißte er diese Salze völlig bei Braunalgen; bei diesen wurden Ammoniumverbindungen in mäßigem Umfange gefunden. Solche kommen aber auch bei den vorerwähnten Florideen, z. B. bei Furcellaria, vor.

In N-freien Kulturen findet eine Überverlängerung der Algenzellen statt. Die Chromatophoren bleiben im Wachstum zurück und verblassen. Solches Etiolement aus N-Hunger zeigen Vaucherien, Cladophoren, Konjugaten usw. Fehlen des Stickstoffes befördert außerdem die Bildung von Sexualorganen nach BENECKE, wie noch später besprochen werden soll.

Auf Grund verschiedener Versuche glaubte FRANK zeigen zu können, daß niedere grüne Algen in der Lage sind, den atmosphärischen Stickstoff direkt zu verarbeiten, und gleiches schien zunächst aus Untersuchungen hervorzugehen, welche A. KOCH und KOSSOWITSCH, sowie SCHLOESING und LAURENT anstellten. In diesen Versuchen ergab sich, daß Sand- und andere Böden, welche mit einer Decke von Algen versehen sind, an Stickstoff erheblich zunehmen — am Ende des Versuches oft das Drei- bis Vierfache des ursprünglichen N-Gehaltes aufweisen. In allen Kulturen aber waren Gemenge verschiedener Algen (Cystococcus, Stichococcus, Scenedesmus, Phormidium, Nostoc) mit einer großen Masse von Bakterien gegeben, deshalb ist auch kein Beweis erbracht, daß gerade die Algen die verantwortlichen Stickstoffmehrer sein sollten. Die letzteren als solche anzusprechen, lag indes nahe, da nur im Licht Stickstoffzunahme erweislich war.

Erneute Kulturen von KOCH und KOSSOWITSCH aber wiesen den richtigen Sachverhalt nach. Es gelang, einen Cystococcus völlig rein und frei von Bakterien zu gewinnen. In solchen Reinkulturen fand keine N-Anreicherung statt; wie jede andere grüne Pflanze wirtschaftete auch der Cystococcus mit der ihm gebotenen Menge von Nitraten.

In ähnlicher Weise zeigten KRÜGER und SCHNEIDEWIND, wie auch CHARPENTIER, daß Cystococcus humicola, Stichococcus, Chlorella und Chlorothecium keinen freien Stickstoff verarbeiten. SCHRAMM bestätigte das für Chlamydomonas, Protosiphon und die vorgenannten Algen.

Freilich, wenn sich zum Cystococcus Bakterien gesellen und sich auf seinen Membranen ansiedeln, dann nehmen diese den Stickstoff auf, verarbeiten ihn und führen ihn eventuell an die Alge ab. Diese Fähigkeit aber wird gesteigert durch Ernährung der Mikroben mit Zucker und ähnlichen Substanzen. Solche aber zu liefern, ist die Alge befähigt, und wenn nun gezeigt wird, daß in Mischkulturen die Beleuchtung die N-Absorption fördert, so kann dies wohl nur darauf beruhen, daß die

Algen einen Teil der photosynthetisch gewonnenen Substanzen an die Umgebung ausliefern. Wir hätten damit wohl eine Form der Symbiose, die freilich noch besser geklärt werden muß. Versuche von BOUILHAC vermochten überhaupt keine Assimilation freien Stickstoffes bei Ulothrix u. a. nachzuweisen, während Nostoc punctiforme in Symbiose mit Bakterien in dieser Richtung tätig war.

Natürlich nehmen auch die Algen mancherlei Substanzen aus der Umgebung auf, welche für den Stoffwechsel als solchen wohl entbehrlich sind. Unter diesen erwähnen wir zunächst das Jod.

Gewöhnlich wird angegeben (s. ROTH), daß im Meerwasser 0,2 mg Jod pro Liter gegeben seien. GAUTIER hat aber gezeigt, daß die Sache ein wenig anders liegt. In größeren Tiefen (ca. 800 m) ermittelte er das Jod in anorganischen Verbindungen, und zwar 0,15 mg pro Liter; in den oberen Regionen der Meere ist nach diesem Autor aber kein Jod, an Alkali gebunden, zu finden; hier ist alles in komplizierterer organischer Bindung vorhanden. Er fand an der Oberfläche in Summa ca. 2,4 mg Jod im Liter; von diesem sind etwa 0,6 mg in den lebenden Organismen des Planktons gespeichert, 1,8 mg aber konnte als organische Jodverbindung bestimmt werden, und GAUTIER nimmt an, daß letzteres aus halbzersetzten Organismen herrühre (s. auch BOURGET und SAUVAGEAU), [MENAGER und LAURENT].

Schon aus dem Gesagten ersieht man, daß viele Pflanzen Jod in ziemlicher Menge aufnehmen. Die Jodpflanzen κατ' ἐξοχήν aber sind die Laminarien. Laminaria digitata enthält in seiner Asche nach GÖDECHENS 3,62 % Jodnatrium, und nach GAUTIER ergeben 100 g des Frischgewichtes von derselben Pflanze 0,061 g Jod. WILLE berechnet 0,6 % des Trockengewichtes. Danach ist es nicht verwunderlich, daß FLÜCKIGER durch eine einfache Methode in getrockneten Laminariastielen jenes Element direkt nachweisen konnte.

Aber es ist unverkennbar, daß nicht einmal alle Laminariaceen so viel Jod enthalten. Saccorrhiza bulbosa z. B. beherbergt im lebenden Zustande nur 0,0077 % Jod, und ebenso ist die Asche anderer Tange weit ärmer an jenem Element, Fucus serratus z. B. enthält 1,3 % NaJ, Fucus vesiculosus 0,37 % usw.

Wenn nun auch die Technik aus guten Gründen die Aschen aller dieser Tange verwertet, so ist doch klar, daß die Laminarien die Basis für die Jodgewinnung abgeben müssen (s. auch COHN).

Die Jodspeicherung ist aber nicht auf die Phaeophyceen beschränkt, in Chondrus crispus und Gigartina wies FLÜCKIGER Spuren von Jod nach, in Batrachospermum fand GAUTIER 1,2 mg auf 100 g Trockensubstanz, in Ulothrix 2,4 mg, in Cladophora 0,98 mg, Tatsachen, die zum Teil schon CHATIN bekannt waren. Übrigens fehlt Jod ja auch in Phanerogamen nicht.

Nach SCRUTI wechselt der Jodgehalt bei Sargassum und Cystosira im Mittelmeer in verschiedenen Monaten, er findet ein Minimum im Oktober und im April, ein Maximum im Mai und, wenn auch schwächer, im Januar. Im Mai vollzieht sich auch die Hauptentwicklung der Konzeptakeln, und so meint der Verfasser, das Jod könnte die Bildung der Sexualorgane auslösen.

Der Jod- und Bromgehalt — auch dieses Element kann aufgenommen werden (s. z. B. NATHANSOHN) — ist in den Algen der Ostsee nicht geringer als in denen des Atlantik usw. (SUNDWIK), obwohl das umgebende Wasser davon weit weniger enthält. Das kennzeichnet scharf

den ganzen Vorgang als einen besonderen Fall des quantitativen Wahlvermögens, als welcher er ja unendlich oft behandelt ist. Natürlich aber ist er nicht der einzige.

So weist PFEFFER darauf hin, daß nach FORCHHAMMER Padina Pavonia in der Asche über 8 % Mangan enthält. Lehrreich in dieser Richtung sind auch A. MEYERs und HANSENs Analysen des Zellsaftes von Valonia, welche zeigen, daß in diesem Falle das KCl im Zellsafte viel reichlicher gespeichert wird als das NaCl. Darüber berichten wir an anderer Stelle.

GOLENKIN, später KYLIN, zeigten, daß kleine lichtbrechende Zellen von Bonnemaisonia asparagoides und Spermothamnion roseolum, die man kurz als Rindenzellen bezeichnen mag, Jodverbindungen enthalten. In Stärkelösung gelegt, spalten sie Jod ab, welches erstere blau färbt. Das kann beim normalen Absterben der Zellen geschehen, oder auch nach Anwendung von Reagentien. Diese wirken bei den verschiedenen Arten nicht gleich, und es ist nicht ersichtlich, in welcher Weise jeweils das Jod gebunden sei. Immerhin darf man aus KYLINs Angaben schließen, daß Jodsalze, aus welchen das Jod durch Nitrit freigemacht werden kann, in allen Zellen der fraglichen Algen vorkommen, während in den Blasenzellen außerdem noch Jod in anderer, wohl organischer Bindung zugegen ist. Ähnliches ist ja auch bei Tieren und Menschen hinreichend bekannt (OKUDA und ETO). Welche Funktion im übrigen den Blasenzellen zukomme, ist nicht ganz klar, wir sprechen später noch davon und bemerken nur, daß nicht alle Blasenzellen Jod enthalten; es fehlt bei Ceramium ebenso wie in den auffallenden Gebilden von Antithamnion.

Chlor tritt zumal bei Meeresalgen häufig genug in die Zelle als Chlornatrium oder Chlorkalium ein; ein Nährstoff ist es aber nicht; wir werden an anderer Stelle noch davon sprechen.

Arsen wurde fast überall gefunden, nach MARCELET enthält Laurencia davon 0,5 mg auf 100 g Trockensubstanz, Fucus serratus ergab aber nur 0,04 mg, und Ascophyllum nodosum gar 0,015 mg. Die Dinge liegen offensichtlich genau so wie beim Jod.

### b) Die ausgeglichenen Lösungen.

Magnesiumverbindungen, an sich für die Pflanzen unentbehrlich, schädigen dieselben, wenn sie ihnen allein in Lösung geboten werden. Diese Schädigung wird durch Zusatz von Kalziumsalzen aufgehoben. Das ist eine ziemlich alte Erkenntnis, welche sich bald auf andere Elemente ausdehnte. PFEFFER und CZAPEK berichten darüber. Verschiedene Nährsalze müssen danach im Boden in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen, wenn anders die Landpflanzen gedeihen sollen.

Bei den Algen ist es ähnlich; besonders OSTERHOUT, DUGGAR, BENECKE, LOEW, wie auch MENGARINI und SCALA haben diese Frage verfolgt. Das scheinbar harmlose Kochsalz ist nach OSTERHOUT für Vaucheria schon ein Gift, wenn es in einer Lösung von 1 Mol. in 10 000 l allein geboten wird. Diese Lösung wird durch Zusatz von $MgCl_2$, $MgSO_4$ oder KCl etwas, durch $CaCl_2$ völlig entgiftet, und in einer Mischung von NaCl und $CaCl_2$ lebt Vaucheria ganz normal. Außer dem NaCl wirken auch die übrigen Salze, welche wir eben nannten, schädigend auf Süßwasseralgen, wenn sie allein gegeben werden. Aber auch sie werden wiederum durch $CaCl_2$ unschädlich gemacht.

Meeresalgen verhalten sich ganz ähnlich. Ammoniumsalze sind für sie giftiger als die Kaliumsalze, diese giftiger als die entsprechenden

Natriumsalze, diese schädlicher als Kalksalze. Magnesiumsalze sind für Meeresalgen ziemlich harmlos, während sie Spirogyren besonders stark schädigen. Bringt man die Meeresalgen in eine Kochsalzlösung, welche den gleichen osmotischen Wert hat wie das Seewasser, so sterben sie rasch ab. Setzt man $CaCl_2$ hinzu, so bleiben sie am Leben. Besser noch werden sie erhalten, wenn man außerdem Chlorkalium beigibt. Noch größer ist der Erfolg, wenn man weiterhin Magnesiumsalze zusetzt. In solchen Lösungen erhalten sich die Algen genau so wie im natürlichen Seewasser.

Osterhout nennt sie physiologisch ausgeglichen — balanzierte —. Am besten erwies sich der Ausgleich bei einer Kombination von $NaCl + KCl + CaCl_2$; etwas weniger günstig ist $NaCl + MgCl_2 + CaCl_2$, noch weniger $NaCl + MgCl_2 + KCl$. Ähnlich Mengarini und Scala, Hoyt u. a.

Benecke hat die Sache dann in folgender Weise zusammengefaßt. Die Algen sind gegen die einzelnen Komponenten der Mineralsalzlösungen außer gegen die Kalziumsalze außerordentlich empfindlich. Die Chloride, Nitrate, Sulfate und Phosphate des Natriums, Kaliums, Magnesiums, Eisens sind mehr oder minder giftig, und zwar sind von den genannten Kationen Fe und Mg giftiger als K, dieses giftiger als Na; von den Anionen sind die Phosphat-, Sulfat- und Nitrat-Anionen giftiger als das Anion Cl. Die Giftigkeit aller dieser Ionen, Anionen sowohl als Kationen, kann durch Beigabe des Ions Ca aufgehoben oder doch vermindert werden. Benecke weist hiernach dem Ca-Ion in bezug auf die Fähigkeit, andere Ione zu entgiften, eine Sonderstellung zu. In diesem Punkte sind andere Forscher, wie Osterhout, etwas abweichender Meinung. Danach können die verschiedenen Salze sich gegenseitig entgiften; und bei diesem Vorgang würde gelegentlich das Natrium eine besondere Rolle spielen.

Loew versucht jene Vorgänge durch die Annahme zu erklären, daß die Salze mit den Kolloiden der lebenden Zelle in ganz bestimmtem Verhältnis kombiniert werden; daß sich aber dieses Verhältnis bei jeder Änderung in der Außenlösung ebenfalls ändern müsse. Mengarini und Scala vertreten einen ähnlichen Standpunkt. Das ist viel bezweifelt worden, und Osterhout setzt eine andere Auffassung an die Stelle. Die elektrische Leitungsfähigkeit von lebenden Algengeweben ändert sich je nach der Salzlösung, welche sie umgibt. Die Leitungswiderstände nehmen ab in NaCl-, steigen in $CaCl_2$-Lösungen. Danach nimmt das Plasma der Zelle die Natriumlösung leicht auf, während Kalzium die Durchlässigkeit bedeutend herabsetzt. Im Gemenge beider Salze hemmt Ca den Eintritt von Na. Ebenso dringen KCl, $MgCl_2$ und ähnliche Salze leicht ein, während $BaCl_2 + SrCl_2$ wiederum hemmend wirken. Die beiden letztgenannten Elemente können ja auch das Kalzium in der Entgiftung vertreten.

Die vorerwähnten balanzierten Salzgemische sind nicht ohne weiteres als Nährlösungen verwendbar. Sie enthalten nicht alle Verbindungen, welche eine Pflanze zum Wachstum gebraucht, aber es ist klar, daß alles, was die Physiologie an vollständigen Nährlösungen gebraucht, ausgeglichen sein muß. Das gleiche wird auch für die natürlichen Wässer gelten. Zumal für das Seewesser hebt Osterhout hervor, es sei eine vortrefflich ausgeglichene Lösung. Wäre es nicht richtiger, zu sagen, die Wasserpflanzen hätten sich an das gegebene Salzgemenge vortrefflich angepaßt? Alles, was wir hier über die Gifte und

deren Entgiftung sagten, findet sein Seitenstück bei den Tieren. Mit Bezug auf diese ist ein ziemlich reiches Material angesammelt, das in den oben erwähnten Schriften wenigstens teilweise gewürdigt wird.

## 2. Giftwirkungen.

Fast unvermeidlich kamen Spirogyren und daneben auch einige andere Algen, z. B. Diatomeen, zur Anwendung, wenn es sich um das Studium der Giftwirkungen an pflanzlichen Organismen handelte. Spezielle Eigentümlichkeiten der Algen sind dabei aber bislang nicht zum Vorschein gekommen. Deshalb dürfte es genügen, kurz auf die Erscheinungen hinzuweisen, und zu betonen, daß besonders die Pilze und Bakterien Analoga zu dem bieten, was bei den Algen bekannt geworden ist. Die verschiedenen Handbücher geben darüber hinreichend Auskunft, wie auch die unten zu nennenden Schriften.

Ähnliche Grundstoffe können ähnlich, aber müssen nicht gleich wirken, z. B. hemmen nach Frank die Kaliumkarbonate das Wachstum von Chlamydomonas leichter als die Natriumkarbonate.

Als Beispiel dafür, daß ein Element nicht in jeglicher Verbindung auf Algen giftig wirkt, erwähne ich die von Loew wohl zuerst konstatierte, von Molisch u. a. bestätigte Tatsache, daß arsenigsaures Kalium ($K_3As_3O_3$) schon in Mengen von 0,005 % das Wachstum hemmt und in nur wenig höheren Konzentrationen dieselben tötet. Dagegen wirkt arsensaures Kalium ($K_3AsO_4$) erst in Konzentrationen von 1—2 % ein wenig hemmend.

Führen starke Lösungen meist rasch zum Tode, ohne daß der Vorgang für uns heute ein nennenswertes Interesse böte, so ist das Verhalten von Pflanzen bei großer Verdünnung der wirksamen Agentien oft so charakteristisch, daß davon einiges gesagt werden muß.

Der schädigende Einfluß arsensaurer Salze in schwacher Lösung ist so gering, daß die auf S. 178 genannten Forscher glaubten, nachweisen zu können, daß das Arsen in dieser Form gegeben unter Umständen den Phosphor vertrete. Aber aus den Angaben von Gautier ergibt sich doch eine Speicherung des Arsens, denn 100 g lufttrockener Fucus enthielt 0,082—0,208 mg Arsen, und Cladophora, Spirogyra u. a. wiesen 0,008—0,040 mg des gleichen Elementes in 100 g lufttrockener Substanz auf.

Wie hier werden auch viele in konzentrierter Lösung giftige Farbstoffe ertragen, aufgenommen oder gar gespeichert, wenn sie in äußerst verdünntem Zustande geboten werden. Methylenblau z. B. wird nach Pfeffer bei einer Verdünnung von 0,0008 % und weniger von Spirogyren längere Zeit ertragen, Drechsel fand aber Lösungen von über 0,00001 %—0,000005 % als zulässige Grenzkonzentration für denselben Körper. Methylviolett schadet in einer Lösung von 1 : 10 000 000 für kurze Zeit nicht, es wird reichlich gespeichert, aber auf die Dauer hält die Alge das nicht aus. Ähnliche Beispiele gibt es mehr. Bokorny stellt sie zusammen.

Wie bei Pilzen und Bakterien wirken auch bei Algen an sich giftige Salze fördernd auf das Wachstum, wenn sie in großer Verdünnung angewandt werden.

Ono untersuchte Protococcus, Chlorococcum, Hormidium und Stigeoclonium. Die Wachstumsförderung ist am ausgiebigsten bei:

| | |
|---|---|
| 0,00006 %—0,003 % | $ZnSO_4$ |
| 0,0006 %—0,00012 % | $NiSO_4$ |
| 0,0006 %—0,00012 % | $CoSO_4$ |
| 0,0003 %—0,00014 % | $LiNO_3$ |
| 0,00003 % | NaFl |
| 0,0001 % | $K_3AsO_4$ |

Etwas stärkere Lösungen wirken schon hemmend und bei weiterer Steigerung der Konzentration beginnt Schädigung.

Nicht einmal alle Metallsalze zeigen jene Eigenschaften. Ono vermißte sie bei Kupfersulfat und Sublimat (s. a. Livingston).

Hoyt führte den Nachweis, daß Silber, Platin und Gold in kolloidaler Lösung auf Algen nachteilig wirken, Spirogyra starb in einer Lösung, welche 0,045 Teile auf eine Million enthielt, und wurde schon gehemmt, als 0,0025 Teile auf die gleiche Wassermenge gegeben waren.

Das reiht sich wohl den Erscheinungen an, welche Nägeli als Oligodynamik bezeichnete. Der Forscher zeigte, daß schon das Einlegen eines Kupferstückes in eine Spirogyrenkultur genügt, um den Tod der Algen herbeizuführen. Richter brachte in Agarkulturen von Diatomeen ein Goldstück, dann blieb das Wachstum im weiten Kreise um dieses aus. Es genügt bereits ein Teil Cu auf 10 Millionen Teile Wasser, um den Vorgang auszulösen. Einzelheiten über die Grenze der oligodynamischen Wirkungen sind bei Nägeli, Israel und Klingmann, bei Galeotti, Drechsel u. a. nachzusehen, in denen übrigens auch andere Metalle sich betätigen können. Das Kupfer ist nur das altgewohnte Paradigma. In welcher Weise die Metalle in den verschiedenen Versuchen gelöst waren, ist aus den Versuchen nicht immer ersichtlich. Da zeigen nun Galeottis Versuche Bemerkenswertes. Er stellte zweierlei Kupferlösungen her, einmal eine kolloidale Lösung nach Bredig, sodann eine Kupfersalzlösung, in welcher die Ionen in Wirksamkeit treten konnten. In konzentrierteren Lösungen (1 Cu-gr.-Atom auf 1260—6300 Liter) treten die Zellveränderungen rascher ein, wenn das Cu im Ionenzustand ist, als wenn es sich in kolloidaler Lösung befindet, verdünnt man aber so weit, daß das Cu-gr-Atom sich in 12600000—126000000 Litern gelöst befindet, so sind Kupfersalze ganz unwirksam, das kolloidale Cu aber ruft noch Umlagerungen in der Zelle hervor, wenn auch langsam. Daraus ergibt sich, daß man mit Erklärungsversuchen vorsichtig sein muß. Pfeffer denkt an eine Speicherung der Metallsalze in den Zellen, ähnlich wie bei den Farbstoffen. Das sucht Drechsel zu erweisen. Ähnlicher hat Devaux betont, nach welchem Metalle (auch Blei) besonders in den Kernen und den Membranen fixiert werden. Mit einer Speicherung müssen dann mancherlei Reaktionen an einzelnen Organen des Plasmakörpers zum Vorschein kommen, welche durch die rapide Einwirkung konzentrierter Giftlösungen keine Zeit finden, sich zu entfalten (s. a. Kolkwitz).

Nägeli und Rumm haben chemische und oligodynamische Vergiftungen voneinander unterschieden. Galeottis Befunde zeigen, daß sie wohl etwas Richtiges im Auge hatten, und wenn man heute statt „oligodynamische“, „katalytische Wirkungen“ schreibt, welche den kolloidalen Lösungen zukommen, so trifft man das, was verschiedene Forscher vermutet haben (s. a. Salus).

Die Beobachtungen sind von praktischer Bedeutung für die Algenkultur, denn das gewöhnliche destillierte Wasser wirkt auf Grund seines Cu-Gehaltes oligodynamisch (s. a. Bokorny), und ebenso Wasser, welches lange in Leitungen mit Messinghähnen usw. gestanden oder kupferhaltige Rohre passiert hat. Dagegen ist das Wasser von Seen, Bächen und laufenden Brunnen unbedenklich, ebenso aus Glas in Glas destilliertes Wasser. Da in Glasgefäßen auch nach mehrfachem Ausspülen mit reinem Wasser Spuren Kupfers zurückbleiben (besonders wenn metallisches Kupfer darin war), wird von Nägeli u. a. Auswaschen usw. mit Säuren empfohlen.

Hoyt, Pringsheim, Reed u. a. suchten destilliertes oder Leitungswasser zu entgiften. Das geschieht allgemein durch adsorbierende Substanzen, z. B. durch Zusatz von Tierkohle, Kreide, trockenem Spagnum wie auch von kolloidaler Platinlösung. Auch Algen nehmen dem Wasser die Schädlichkeit. Setzt

man mehrere Kulturen im gleichen Wasser nacheinander an, so sterben die ersten ab, beim 5. oder 6. Wechsel aber bleiben sie am Leben. Giftiges Wasser kann nicht durch Destillieren allein unschädlich gemacht werden, wohl aber durch Erhitzen auf 144°. Hoyt schließt daraus, daß im destillierten Wasser flüchtige Substanzen gegeben sein müssen, welche neben den metallischen Beimengungen schädlich wirken.

Über organische Verbindungen, welche als Gifte oder als Narkotika wirken, berichten u. a. Bokorny, Richter, True und Drechsel. Woycicki schreibt manche Anomalien in den Kulturen dem Leuchtgas der Laboratorien zu. Weiteres über Giftwirkungen bei Bokorny, Loew, Tsukamoto, Swingle, Pennington, Harvey u. a.

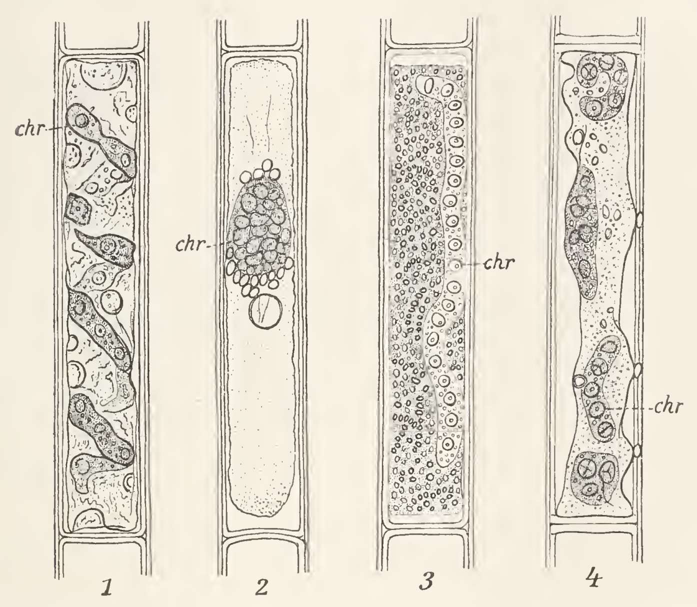



Fig. 661 n. Rumm. *Spirogyren*, vergiftet: *1* durch konzentr. Kupfersulfatlösung, *2* durch ganz verdünnte Kupferlösung (oligodynamisch), *3* durch Kalklösung, *4* durch konzentr. CuOH. *chr* Chromatophoren.

Wirken die Gifte verschieden energisch, so sind auch die sichtbaren Umlagerungen, welche in den Algenzellen durch sie hervorgerufen werden, selbstverständlich in den mannigfaltigsten Richtungen verschieden. Die als Fixierungsmittel in der mikroskopischen Technik verwendeten Gifte rufen sichtbare chemische Umsetzungen und morphologische Umlagerungen nicht hervor, sie sind ja eigens für diesen Zweck ausprobiert. Andere aber führen solche herbei, und wenn wir uns z. B. an Spirogyren halten, so ergibt Kalkwasser nach Rumm nicht bloß eine Fällung in den Vakuolen, sondern auch eine Gerad- und Längsstreckung der Chlorophyllbänder (Fig. 661, *3*).

Chien beschreibt ein eigenartiges Zurückziehen der Chlorophyllbänder von Spirogyra in Cer-Lösungen. Bei einer Verdünnung von 0,00005 Mol.

$CeCl_3$ ziehen sich die Farbbänder von der Wand der Zelle zurück. $BaCl_2$ ruft daselbe bereits bei 0,0001 Mol. hervor. Wurde $BaCl_2$ mit $CeCl_3$ oder $CeCl_2$ gemischt, so blieb diese Wirkung aus.

Lehrreicher noch ist das Verhalten der Spirogyren Kupferverbindungen gegenüber; Kupfervitriollösung von 1 % wirkt wie ein schlechtes Fixierungsmittel (Fig. 661, *1*), das Plasma zieht sich ein wenig zusammen, die Chloroplasten zerfallen häufig in mehrere Stücke, die aber annähernd ihre Lage beibehalten. Eine Brühe, welche Cuprohydroxyd in etwa 1% enthielt, gab das Bild (Fig. 661, *4*). Die Kontraktion des Plasmas ist ziemlich stark, die Chlorophyllbänder sind in mehrere Stücke zerrissen, auch treten mehr Granulationen usw. auf. Von diesem Bilde wieder stark abweichend sind die mit der Oligodynamik verknüpften Veränderungen (Fig. 661, *2*). In Kupferlösungen von z. B. 1 : 20 000 löst sich das Chlorophyllband vom Plasmaschlauche los, streckt sich gerade und krümmt sich wurmförmig zu einem Ballen ein, der annähernd das Zentrum der Zelle einnimmt. Der Kern liegt daneben, wird vielleicht auch, wenn mehrere Bänder vorhanden, in diese eingeschlossen. Der Plasmaschlauch, resp. ein Teil desselben, bleibt der Wand annähernd angelagert, der Turgor bleibt noch eine Zeitlang erhalten.

Nach DRECHSEL reagieren nicht alle Spirogyreo-Arten gleich.

Die Schädigung der Spirogyrazellen durch photodynamisch wirksame Stoffe, wie Eosin u. a., klingt nach GICKLHORN wohl an obiges an. Die Chlorophyllbänder schwellen blasig auf, werden auch sonst deformiert und reißen auseinander, die Kernmembran hebt sich blasig ab, der Kern wird auch sonst deformiert. WOYCICKI beschreibt ebenfalls Zerfall der Chromatophoren und Niederschläge von Tannineiweißverbindungen unter der Wirkung von Leuchtgas bei Spirogyra. Natürlich sind häufig genug die Giftwirkungen anderer Substanzen auf Algen geprüft. BOKORNY, LOEW, TSUKAMOTO, SWINGLE, PENNINGTON, RICHTER, HARVEY u. a. berichten darüber.

Erwähnenswert ist wohl noch eine Beobachtung von MENGARINI und SCALA, wonach die Wirkungen des NaCl, KCl und $MgCl_2$ verschieden sind. Bei Cladophora und Spirogyra drangen alle diese Lösungen mit Vorliebe in die Querwände ein und übten von hier aus ihre Wirkung. Das jenen anliegende Protoplasma wird zuerst angegriffen, NaCl desorganisiert das Plasma, verändert aber die Chromatophoren wenig; gerade diese aber werden vom KCl zerstört. $MgCl_2$ veranlaßt abnorme Bildungen an den Querwänden.

Alle Vergiftungserscheinungen sind naturgemäß abhängig vom Alter der Zellen, vom Ernährungszustand, von der Dicke und Beschaffenheit der Zellwand usw. Das ist wieder im wesentlichen bei Algen und höheren Pflanzen gleich.

### 3. Die Assimilation des Kohlenstoffes.

Es kann natürlich nicht meine Aufgabe sein, hier die gesamte Photosynthese zu behandeln. PFEFFER, JOST, CZAPEK, NATHANSOHN u. a. haben darüber genug berichtet. ROSANOFF hat wohl zuerst mit Florideen in dieser Richtung Versuche angestellt; er wies die Sauerstoffausscheidung nach, experimentierte mit blauen Glocken usw. und berichtete ganz hübsch über seine Beobachtungen. Einige kleine Versuche liegen vor von RATTRAY und PALMER, endlich demonstrierte BEIJERINCK elegant die Stoffausscheidung der Chlorellen u. a. durch Blaufärbung von Indigoweiß, nachdem schon ENGELMANN den gleichen Vorgang mit Hilfe von Sauerstoffbakterien klargelegt hatte. BEIJERINCK wies auch die O-Produktion im Lithiumlicht nach, die Natriumflamme gab ihm keine Resultate.

Nach LOMMER war es ENGELMANN, welcher wieder auf die nahen Beziehungen zwischen Farbe und Assimilation hinwies: Im allgemeinen sind die Komplementärfarben jeder Alge die photosynthetisch wirksamen. Nach ENGELMANN besitzen die grünen Algen ein Assimilationsmaximum in Rot, und ein zweites kleineres in Blau (wie das in Fig. 662 [*Grün*] wiedergegeben). Dies letztgenannte Maximum war lange umstritten, KNIEP aber zeigte, daß es tatsächlich vorhanden ist und garnicht so gering ausfällt, wenn man die Intensitäten der verschiedenen Spektralbezirke sachgemäß abgleicht. KNIEP arbeitete mit farbigen, optisch reinen Gläsern, nach den Methoden des Blasenzählens. MEINHOLD und DANGEARD suchten die Frage zu lösen, indem sie unbewegliche Algen (Diatomeen, Chlorellen) hinter den üblichen löslichen Lichtfiltern zogen, oder mit Hilfe einer Nernstlampe ein Spektrum

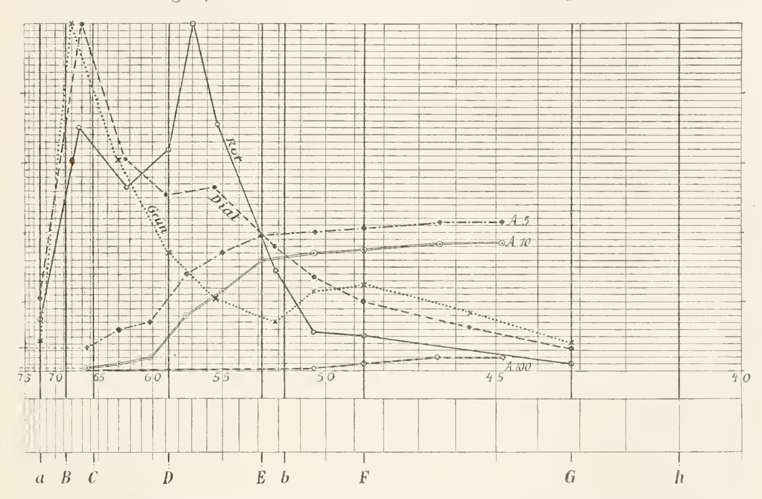



Fig. 662. Assimilationskurven von Chlorophyceen (*Grün*), Florideen (*Rot*) und Diatomeen (*Diat.*) n. ENGELMANN. Dazu Kurven zur Darstellung der relativen Lichtintensität in reinem Wasser bei 5 ($A_5$), 10 ($A_{10}$), und 100 Metern ($A_{100}$) Tiefe n. HÜFNER.

dauernd auf die Kulturen warfen, die sich dann in planparallelen Kuvetten befanden. Diese Methode mag zu Beanstandungen Veranlassung geben, weil Photosynthese und Wachstum nicht auseinander gehalten wurden. Immerhin sind die Resultate erwähnenswert, denn MEINHOLD bestätigte für die Diatomeen in der Hauptsache ENGELMANNs Befunde. Sie haben in Rot dasselbe Maximum wie die Grünalgen, und daneben ein solches in Grünblau. Während dieses aber bei den Chlorophyceen zwischen den FRAUENHOFERschen Linien F. und G. liegt, findet es sich bei den Diatomeen etwas „nach links" verschoben zwischen b und F. DANGEARD findet bei Chlorella und Diatomeen das Maximum zwischen $\lambda = 670—635$, leugnet aber eine Assimilation im Blau.

Die Rotalgen benutzen nach ENGELMANN (Fig. 662 (*Rot*]) die grünen Strahlen zwischen D und E. Die von diesem Forscher angewandte Bakterienmethode ist aber vielfach für unzuverlässig erklärt worden — weshalb, sehe ich nicht ganz ein —, und deshalb hat man

mit anderen Methoden nachgeprüft. Das war verdienstlich. Aber das Endresultat war doch überall eine volle Bestätigung der ENGELMANNschen Befunde. KNIEP und MINDER haben die grünen Algen erfolgreich bearbeitet, WURMSER zeigte, daß rote Rhodymenia das Maximum der Assimilation dank seinem Gehalt an Phycoerythrin in Grün hat, und HARDER findet, daß Phormidien, welche in komplementärer Anpassung Phycocyan gebildet hatten, auch mit der Komplementärfarbe arbeiten. Bezüglich der braunen Algen ist man noch im Rückstand.

Keineswegs geklärt ist nun aber die Frage, wie das Chlorophyll mit den Begleitfarbstoffen (Phycoerythrin, Phycocyan usw.) zusammen arbeite. HANSON vertrat, wie ich BORESCHs Arbeit entnehme, die Auffassung, daß die Strahlen kleinerer Wellenlänge in solche von größerer umgewandelt werden, welche dann im Chlorophyll photosynthetisch wirken. Unter Hinweis auf SAUVAGEAU hat auch CZAPEK sich ähnlich geäußert, ich finde aber bei SAUVAGEAU kaum etwas, was diese Angaben rechtfertigen möchte.

In neuerer Zeit häufen sich nun abweichende Angaben. WARBURG und seine Mitarbeiter untersuchten mit offenbar exakten Methoden den Nutzeffekt der einzelnen Wellenlängen im Spektrum für Grünalgen. Sie finden die größte Leistung in Orange, dann in Gelbrot und Gelb. Grün wirkt ebenso stark wie Rot, Blau etwas schwächer als dieses. WURMSER gibt an, daß in seinen Versuchen mit Ulva grünes Licht keine so geringe Wirkung habe, wie meist angegeben wird, dieselbe sei sogar recht erheblich, wenn man bedenke, daß Grün im Chlorophyll kaum absorbiert werde.

ENGELMANN und besonders PFEFFER haben immer betont, es müßten die Strahlen, welchen gemeinhin die Maximalleistungen zugeschrieben werden, durchaus nicht allein die wirksamen sein, es könnten schließlich Spektralbezirke in Tätigkeit treten, welche von den vorzugsweise arbeitenden recht weit entfernt seien; würden z. B. in dicken Schichten der Gewebe die Strahlen zwischen B und C rasch ausgelöscht, dann müßten die benachbarten in die Bresche springen. Vielleicht aber lösen sich die Dinge auch in einer anderen Richtung. HARDER hat für Phormidium gezeigt, daß das Vorleben einer Versuchspflanze für den Erfolg der in Rede stehenden Experimente nicht gleichgültig ist. Wenn man sie im geeigneten Licht aufzieht, kann man das relative Assimilationsmaximum in verschiedene Lichtfarben verlegen, sogar in die Eigenfarbe der behandelten Pflanze.

Das alles interessiert uns hier, weil in den tieferen Gewässern nicht alle Strahlen des Spektrums mehr zur Verfügung stehen. Wir werden in einem späteren Kapitel zeigen, daß im Wasser Strahlen von bestimmter Wellenlänge ausgelöscht werden. Die weniger brechbaren schwinden zuerst, die Absorption schreitet gegen das blaue Ende des Spektrums vor. Die nach HÜFENER in Fig. 662 gezeichnete Kurve ergibt das ohne weiteres, und ein Vergleich mit der Assimilationskurve zeigt alsbald, daß im tieferen Wasser grünen Pflanzen die bestarbeitenden Strahlen rasch entzogen werden, und wenn bei 50—100 m auch das Gelb ausgelöscht wird, bleibt nur Grün und Blau für die Arbeit übrig. Aber damit können Grünalgen durchaus schaffen, denn Chlorophyceen sind im Golf von Neapel bei 10—20 m Tiefe noch ziemlich reichlich zu finden. Dort geht auch die Protococcoidee Palmophyllum auf 100 m hinab, ebenso gedeiht das Seegras Poridonia bei 60 m Tiefe sehr üppig und findet sich gut wachsend noch 100 m unter der Oberfläche.

In grüngefärbten Wässern freilich fehlen auch die blauen Strahlen, und dann wird, trotz der Beobachtungen von MÜLLER und WARBURG, die Schaffensmöglichkeit für Grünalgen auf ein Mindestmaß herabgedrückt sein.

Damit treten aber dann die Rotalgen in ihre Rechte. Sie verwenden die grünen Strahlen anstandslos, und wir werden ja später sehen, daß sie in erster Linie die Tiefen bevölkern, soweit diese überhaupt noch Pflanzenwuchs haben.

## 4. Organische Nahrung.

Farbige Pflanzen, höhere wie niedere, können ohne Schaden zu nehmen auf die Verarbeitung von $CO_2$ im Licht verzichten unter der Voraussetzung, daß ihnen geeignete organische Verbindungen geboten werden. Sie verwenden solche als Baustoffe wie auch als Reservesubstanzen. Das sind bekannte Dinge, über welche PFEFFER, JOST, CZAPEK u. a. Auskunft geben.

Daß den Algen in dieser Beziehung spezifische Befähigungen eigen wären, kann man eigentlich nicht behaupten, da aber ihr Bau einfacher, die Beobachtung leichter ist, so sind gerade mit ihnen mancherlei Versuche angestellt worden, die wir wenigstens in Kürze erwähnen wollen. Versuchsobjekte waren zunächst Spirogyra, dann Hydrodictyon, Oedogonium, Cladophora, Vaucheria u. a. Sie bakterienfrei zu machen, gelang begreiflicherweise nicht, wurde auch nicht immer erstrebt (KLEBS, LOEW, BOKORNY u. a.). Die gewonnenen Resultate müssen deshalb nicht ganz wertlos sein; aber man übersieht natürlich auch nicht, wie weit etwa anhaftende Bakterien eine Umsetzung der zu prüfenden Stoffe vornahmen, ehe diese in die Zelle der Algen eintreten; man denke nur an die organischen N-Verbindungen. Wie sehr Vorsicht geboten ist, ergibt sich aus zahlreichen Untersuchungen PRINGSHEIMS; Euglena gedieh z. B. in Rohkulturen mit Glykose und Pepton oder Asparagin gut, auch im Dunkeln, in Reinkulturen war Glykose ohne Wirkung.

So drängte von selbst alles auf absolute Reinkulturen. BEIJERINCK hat solche zuerst von Chlorella, Chlorosphaera, Scenedesmus u. a. nach allen Regeln der Pilzzüchtung hergestellt, ihm folgten KRÜGER, MATRUCHOT und MOLLIARD, ARTARI, CHARPENTIER, GRINTZESCO, ADJAROFF, ANDREESEN, KUFFERATH, CHODAT, VISCHER, GROSSMANN, [NAKANO] u. a. Sie alle behandelten, wie BEIJERINCK, in erster Linie einzellige grüne Formen, die auch am leichtesten zu gewinnen sind. RICHTER befreite Diatomeen, PRINGSHEIM, später HARDER, die überaus schwierigen blaugrünen Algen von den anhaftenden Bakterien. Die Literatur ist bei RICHTER und KUFFERATH besonders ausführlich behandelt.

### a) Stickstofffreie Substanzen.

Aus allen Versuchen der obengenannten Forscher geht hervor, daß Chlorella, Scenedesmus, Stichococcus, Cystococcus, die Flechtenalgen, sowie Diatomeen und gewisse Cyanophyceen (HARDER) völlig saprophytisch — auch im Dunkeln — leben können, wenn man ihnen neben der üblichen Nährsalzlösung stickstoffreie Substanzen — in erster Line Kohlehydrate — zur Verfügung stellt [MENDRECKA]. Nach MATRUCHOT und MOLLIARD genügt dazu bei Stichococcus schon 0,03 % Traubenzucker, während 6 % etwas zu reichlich ist; nach ANDREESEN gedeiht Scenedesmus acutus sehr gut in 0,1—6 % Traubenzucker, das Optimum liegt bei 0,5—1 %, das Maximum bei 10—12 %. Ähn-

lich gibt ARTARI an, daß dieselbe Form in 1—2% Glukose besonders gut gedeihe, daß über 5% das Wachstum schwächer werde, aber doch erst bei 25% erlösche. Analoges teilt er für andere Algen mit, wie er überhaupt die Frage nach der Konzentration der Lösungen eingehender studiert hat.

Das gleiche gilt von KUFFERATH, RICHTER u. a. Im einzelnen ist das Verhalten der Arten, ja der Rassen innerhalb dieser ungemein verschieden.

Für Stichococcus ist nach MATRUCHOT-MOLLIARD die Glukose das beste Nährmittel; sukzessive weniger günstig sind d-Fruktose, Dextrin, Gummi, Glyzerin, Mannit, Saccharose, Inulin, Stärke. Letztere hat als solche einen äußerst geringen Nährwert. KRÜGER findet für Chlorella protothecoides folgende Skala: Traubenzucker, Galaktose, Glyzerin, Maltose, Dextrin, Milchzucker. Rohrzucker, Inulin und Mannit sind wertlos. Demgegenüber fand RICHTER für Diatomeen (Nitschia) Erythrit, Mannit, Dulzit, Traubenzucker, Glyzerin und Glykogen durchaus brauchbar, während Lävulose und Maltose völlig ungünstig wirkten. Auch Euglenen verwenden Glukose nicht (PRINGSHEIM).

Chlorothecium saccharophilum (KRÜGER) lebt auch von Mannit sehr gut, verschmäht hingegen das Glyzerin, umgekehrt verarbeiten gewisse Chlamydomonaden (JACOBSEN) das Glyzerin sehr gut und gehen an Zuckern gleichgültig vorüber. Die farblose Polytomella agilis wieder ist ein typischer Zuckerorganismus (DOFLEIN). Den erwähnten Schriften (KUFFERATH, CHODAT, ANDREESEN, RICHTER, HARDER u. a.) könnten noch weitere zahlreiche Beispiele entnommen werden; prinzipiell Neues würden sie freilich nicht bringen.

Jede Alge führt gegenüber den organischen Stoffen eine spezifische Lebensweise, und es ist klar, daß diese Vorgänge sich dem anreihen, was man über den elektiven Stoffwechsel bei Pilzen u. a. weiß. Eine Erklärung ist damit noch nicht gegeben. Wurden auch einige Versuche in dieser Richtung gemacht, so muß doch das Wichtigste der Zukunft vorbehalten werden. Hier sei erwähnt: Wenn Di- und Polysaccharide von der einen Alge verarbeitet werden, von anderen nicht, so mag daraus die Anwesenheit oder das Fehlen von Enzymen schuld sein.

Es ist sofort ersichtlich, daß Kohlehydrate, zumal Monosaccharide, im allgemeinen die besten Resultate für die organische Ernährung der Algen geben; indes treten ihnen gelegentlich Alkohole fast ebenbürtig an die Seite. Handelt es sich meistens um mehrwertige, wie Glyzerin oder Mannit, so kann doch auch Methylalkohol verarbeitet werden. Freilich waren die Versuche BOKORNYS, in welchen Spirogyra und andere Fadenalgen geprüft wurden, keine Reinkulturen.

Auch organische Säuren sind vielfach auf ihren Nährwert für Algen untersucht worden; z. B. fand TREBOUX, daß Ameisen-, Essig-, Milch-, Apfel-, Wein-, Zitronensäure usw. von seinen Algen verwendet wurden. Den einfacheren Säuren wurde der Vorzug gegeben, und z. B. nahm eine Chlamydomonas die Essigsäure lieber als den Zucker: Die optimale Konzentration lag bei 0,25 %, die maximale bei 0,5 %. TREBOUX gab die Säuren in Gestalt von Salzen, und KUFFERATH, der eine noch größere Anzahl dieser Körper untersuchte, betont auch, daß die freien Säuren meist erheblich ungünstiger sind als deren Salze; ja nicht selten den Tod

herbeiführten. Die farblose Polytoma uvella kann mit Zucker nicht viel anfangen. Sie ist in der augenfälligsten Weise auf Salze der Essig- und Buttersäure angewiesen, die, wie PRINGSHEIM, der die Sache untersuchte, betont, bei der Eiweißgärung besonders gern entstehen. Dieser Acetatorganismus liebt ja faulende Massen. (Zu vergleichen wären auch RICHTER, MIQUEL, HARTLEB.)

KUFFERATH hat eine ungeheuere Menge von organischen Verbindungen auf ihren Nährwert für Algen geprüft; ich verweise auf ihn. Man gewinnt nach dieser Arbeit den Eindruck, daß die einzelligen Algen fast omnivor sind — nehmen sie doch sogar Antipyrin —; und trotzdem muß man mit dem Verfasser wohl darauf hinweisen, daß alle jene Körper nur gelegentlich Aufnahme finden. Wirklich gute Nährstoffe sind nur einige Kohlehydrate, Alkohole, und vielleicht ein paar Säuren. Daneben kommen noch Stickstoffverbindungen in Frage.

Ehe wir zu diesen übergehen, sei noch auf einen Körper hingewiesen, der in den Betrachtungen über die Photosynthese ja eine große Rolle spielt, auf das Formaldehyd.

Zwecks Stützung der BAYERschen Theorie, nach welcher Formaldehyd die Synthese der Kohlehydrate vermittelt, haben BOKORNY, LOEW u. a. mancherlei Versuche mit diesem Körper selber oder mit Verbindungen angestellt, welche leicht Formaldehyd abspalten. Als Versuchsobjekte dienten meistens Spirogyren.

Bei Zutritt des Lichtes bildeten diese Algen nach BOKORNY Stärke aus formaldehydschwefligsaurem Natrium, aus Methylal und aus Methylalkohol. Mit letzterem erhielt sein Schüler HARTLEB wenig befriedigende Resultate, BOUILHAC aber zeigte, daß sich Nostoc und Anabaena mit Formaldehyd ernähren lassen, wenn man die Substanz den Kulturen stufenweise in minimalen Mengen zuführt. Ebenso wird Methylal nach demselben Autor von Cyanophyceen genommen. Über höhere Pflanzen s. auch JACOBY.

## b) Stickstoffhaltige Substanzen.

Wie die Kohlensäure durch Kohlehydrate und vieles andere, so können die Ammonverbindungen und die Nitrate durch organische Stickstoffverbindungen ersetzt werden.

Chlamydomonas reticulata zerlegt nach TEODORESCO die Nucleinsäure und benutzt beide Spaltungsprodukte (Phosphorsäure und Pyridinbasen) zu seinem Aufbau. Albumin wird nach O. RICHTER durch Diatomeen gelöst, und dann als Nährmaterial verwendet, andere Algen werden ähnliches vollbringen können. Albuminoide vermitteln der Chlorella luteo-viridis nach KUFFERATH eine starke Vermehrung, Cystococcus humicola benutzt nach CHARPENTIER Peptone, und das trifft nach BEIJERINCK für Chlorosphaera limicola, Scenedesmus acutus, wie auch für viele von den Algen, welche in die Thallome von Flechten eingehen, in so hohem Maße zu, daß BEIJERINCK, der diese Fragen zuerst anschnitt, von Peptonalgen sprach. Sie benutzen jene Verbindung als einzige Quelle für C und N, können auch ohne Pepton überhaupt nicht mehr auskommen. Euglenen sind auch in gewissem Sinne Peptonalgen, mit Vorliebe wird dieser Stoff auch von Chlorella protothecoides und Chlorothecium saccharophilum (KRÜGER) verwendet; das sind freilich farblos gewordene Formen, die wohl mit den vorher genannten nicht ganz in eine Linie gestellt werden können.

Senn, Chodat, Andreesen, Adjaroff, Grintzesco u. a. wollen Beijerincks Angaben nicht als richtig anerkennen. Die sich hier bezüglich der Peptonalgen ergebenden Widersprüche sucht Artari durch die Annahme zu lösen, daß es von Scenedesmus wie von den Flechtenalgen Rassen gebe, deren eine auf Pepton angewiesen ist, die andere aber nicht. Durch längere Kultur würde sich die eine in die andere überführen lassen. Beijerinck gibt denn auch für Pleurococcus, Karsten für Diatomeen an, daß sich diese nicht sofort an organische Lösung gewöhnen, oder umgekehrt, sich nicht beim ersten Versuch von diesen losmachen können. Gerneck hatte eine Rasse der Chlorella vulgaris vor sich, die auf anderem Substrat gedieh als die Stammform. So könnte man mit Artari glauben, der eine Forscher habe die eine, der andere eine andere Rasse vor sich gehabt, Treboux freilich läßt das nicht gelten, nach ihm wären verschiedene sehr nahestehende Arten, die er beschreibt, miteinander verwechselt worden. Im Grunde ist es aber doch immer dasselbe Bild: eine Art oder Rasse verschmäht, was eine andere, ihr vielleicht ganz nahestehende ersehnt.

Wenden wir uns zu anderen N-Verbindungen, so vertilgten einzellige Grünalgen nach Treboux sukzessive Glykokoll, Alanin, Leucin, Tyrosin, Asparagin, Asparaginsäure. Scenedesmus dagegen wurde durch Asparagin, Glykokoll u. a. nach Andreesen nicht berührt, auch Cystococcus verschmähte Asparagin (Kossowitsch), während derselbe Körper von Euglena (Zumstein), Protococcus caldariorum ((Pampaloni), Chlorella (Beijerinck) sowie von Algen aus der Parmelia parietina wieder genommen wurde. Hier wiederholt sich also der elektive Stoffwechsel.

Lutz hat experimentell dargetan, daß bei alledem die Konstitution entscheidend in die Wagschale falle. Es werden nur bestimmte Amine verarbeitet, z. B. Methylamin, aber nicht Benzylamin. „Amines phenoliques" wirken wie Gift, Amide der Fettreihe sind brauchbar, Amide der aromatischen Reihe nicht usw.

Das oben Erwähnte gilt für Reinkulturen. Über Rohkulturen und deren Erfolge geben Richter, Bokorny u. a. Auskunft. Ich erwähne einiges. Loew und Bokorny zeigten, daß sich Vaucheria und Spirogyra mit einigem Erfolg in 0,1%iger Asparaginsäure kultivieren lassen, sie sahen ferner, daß Urethan die Algen wohl ernährt, Harnstoff und Guanidin aber nicht mehr, weil die Alkalität durch Eintritt stickstoffhaltiger Gruppen zunimmt. Eintritt von Säuregruppen in das Molekül des Harnstoffes oder des Guanidins macht die betreffenden Verbindungen wieder nährtüchtig. Spirogyra wächst nach Bokorny in Glykokoll (0,1%ig), und dasselbe tun nach Karsten viele Diatomeen. Nach dem erstgenannten Autor (vgl. auch Penington) nimmt Spirogyra ferner Urethan, Trimethylamin (0,1%ig) und eventuell noch Äthylamin. „Protococcus vulgaris" dagegen vermag nach Lutz nicht bloß diese, sondern alle Amine bis zum Benzylamin zu verzehren; höher hinauf aber kommt auch er nicht. Ulothrix und Spirogyra leben (Comère) mit Morphin, Atropin, Kokain, nicht mit Chinin und Strychnin. Ulva nimmt gern Harnstoff (Fosten).

Für die N-haltigen Verbindungen gilt natürlich dasselbe, was wir S. 193 über die N-freien sagten: Alle die Körper, welche auf die Algen losgelassen wurden, sind keine wirklich guten Nährstoffe, auch dann nicht, wenn die Pflänzchen in ihnen leben, und bis zum gewissen Grade wachsen. Eine starke Förderung der Entwicklung bedingen nur Peptone, Albumine und einige weitere Verbindungen, viele andere dagegen

werden ganz gut verarbeitet, aber sie dienen als Ersatz für anorganische N-Verbindungen. Indem sie diese vertreten, wirken sie so stark wie sie, aber darüber hinaus geht die Förderung nicht; das hat Pringsheim neuerdings betont.

Etwas roh empirisch haben wir das Tatsachenmaterial zusammengestellt, und möchten nun gern einen Einblick in das Wesen dieser Dinge gewinnen. Das ist schwierig, weil die Verfasser selber kaum je zu wirklich allgemeinen Gesichtspunkten kamen. Wir wollen aber doch versuchen, einiges klarzustellen.

Wir werden, wie üblich, auto-, hetero- und mixotrophe Algen unterscheiden und fragen, wie und ob sich die verschiedenen Ernährungsweisen in der gleichen Zelle betätigen. Es ist klar, die meisten der erwähnten Formen können je nach den Umständen auto-, hetero- oder mixotroph leben. Das erste, die Verarbeitung von $CO_2$ und anorganischen Salzen allein, wird so gern vergessen (Senn, Grintzesco, Andreesen), wenn erst der Experimentator sie „in die Kur“ nimmt. In verunreinigten Wässern und in Kulturen, in welchen organische Massen zugeführt werden, gedeihen sie mixotroph, und heterotroph sind sie, wenn man ihnen das Licht oder Kohlensäure entzieht, heterotroph sind naturgemäß auch die farblosen Arten und Rassen, wie Prototheca, gewisse Euglena-Formen usw. Manche grünen Formen müssen mixotroph leben, z. B. die Euglenen, sie können mit $CO_2$ allein nicht mehr auskommen.

Massart weist darauf hin, daß die Autotrophie auf verschiedene Weise entstanden sei. Gewiß, wenn Flagellaten und Algen polyphyletisch sind, und wenn sie aus farblosen Gruppen hervorgingen, muß das auch für den Erwerb der Chromatophoren gelten.

Artari sagt, daß die heterotrophe und die autotrophe Ernährung der Algen in der Zelle völlig unabhängig voneinander verlaufen; man kann ja erstere allein durch Verdunkelung ebenso in die Wege leiten wie durch Entziehung der Kohlensäure. Auch sonst zeigen sich die Unterschiede (Artari). Chlamydomonas verlangt in den Kulturen neben der Glukose Ammonnitrat oder Harnstoff, läßt man aber die erstere unter Belichtung der Alge fort, so sind jene beiden Stickstoffverbindungen wertlos, die Alge muß Kalisalpeter haben, um aufbauen zu können. Auch die entstehenden Produkte pflegen verschieden zu sein, Hydrodiction bildet durch die $CO_2$-Assimilation Pyrenoidstärke, auf Zuckerlösungen dagegen Stromastärke. Weiteres später.

Wie wirkt nun das Licht? Zunächst synthetisch. Schaltet man es aus, so muß die $CO_2$-Assimilation durch Beigabe von organischen Stoffen ersetzt werden. Das geht aus den früheren Erörterungen genügend hervor, zum Überfluß weise ich noch auf einen Versuch von Artari hin. Chlamydomonas wächst im Dunkeln gut auf Aminosäuren und Zucker, läßt man das Kohlehydrat weg, so ermöglichen die N-Substanzen allein nur eine spärliche Vermehrung.

Licht wirkt aber auch auf das Wachstum. Die zweierlei Funktionen desselben demonstrierte Artari, indem er Chlamydomonas hinter farbigen Lösungen zog. In mineralischer Lösung wächst die Alge am besten hinter Kaliumbichromat, d. h. die weniger brechbaren Strahlen schaffen Baumaterial, und diese Arbeit beherrscht das Ganze. Setzt man aber Traubenzucker hinzu, so wächst die Alge im blauen Licht besser als im gelben. Ganz ähnlich fand Andreesen, daß Scenedesmus acutus im blauen Licht genau so gedeiht wie im weißen. Rot wirkt wie Dunkel-

heit, falls man auch diese Alge mit Traubenzucker ernährt. Ganz allgemein fördert ja Blau das Wachstum, wenn organische Baustoffe zugegen.

Die Verhältnisse liegen aber nicht ganz so einfach, wie es nach dem Gesagten scheinen möchte. In vielen Fällen dürfte der Zuwachs im Dunkeln bei organischer Nahrung ungefähr demjenigen gleichkommen, welche im Licht in anorganischen Lösungen zu verzeichnen ist, vorausgesetzt, daß man die geeigneten Intensitäten anwendete. Aber vielfach bleiben die Algen doch im Dunkeln hinter den Lichtkulturen zurück, so Chlorogonium (JACOBSEN), Chlamydomonas (ARTARI), Scenedesmus (ANDREESEN), selbst dann, wenn sie geeignete Nahrung haben; gibt doch ARTARI an, Chlamydomonas wachse im Licht 2½mal so stark als im Dunkeln. Den Kulturen war in beiden Fällen Zucker beigegeben, aber im Licht war die Kohlensäure ausgeschaltet. Die Sache geht noch weiter bei Haematococcus (PRINGSHEIM); der Flagellat wächst im Dunkeln auch auf guten Nährmitteln nicht. OSWALD RICHTER fand für Diatomeen (Nitschia) Asparagin und Leucin als beste Stickstoffquelle, Albumin und Pepton waren weniger günstig, doch wurden sie alle nur im Licht aufgenommen, ebenso verarbeiten Protococcus (ADJAROFF), Chlorogonium (JACOBSEN), Diplosphaeria (BIALOSUKNIA) Peptone nur im Licht, im Dunkeln lassen sie dieselben unberührt liegen. Umgekehrt freilich verarbeitet Euglena (PRINGSHEIM) das Pepton im Dunkeln zusammen mit Glukose, während sie bei Lichtabschluß Ammonphosphat verschmähte.

Chrysomonaden, Heterocontae, Cryptomonaden und wohl auch Euglenen können feste Nahrung aufnehmen und verdauen. PASCHER schildert das Gleiche für die amöboiden Makrozoosporen von Tetraspora und Stigeoclonium wie für die Gameten von Drapernaldia. Diese „fressen" scheinbar alles. Aber nach GAIDUKOV wächst Chromulina Rosanoffi auch in 0,1%iger KNOPscher Lösung. Auch die anderen obengenannten Zellen sind gewiß zu rein autotropher Ernährung befähigt.

## c) Veränderungen der Farbe.

Mit der Kultur der Algen und dem Leben auf den verschiedensten Substraten verknüpft sich häufig eine Veränderung in der Farbe und in den Chromatophoren. Die Sache erscheint etwas bunt, weil nicht in allen Versuchen auf alle entscheidenden Punkte geachtet wurde, immerhin kristallisieren allmählich aus dem Chaos der Tatsachen gewisse Gesichtspunkte heraus.

SCHIMPER hat betont, daß die Chlorophyllbildung bei den Algen weitgehend vom Licht unabhängig ist, und viele der auf S. 191 genannten Forscher finden das bestätigt, z. B. werden oder bleiben Chlorella, Scenedesmus, Pleurococcus und nicht wenige andere (LIESKE nennt deren 16) im Dunkeln grün, wenn ihnen geeignete organische Nahrung zugeführt wird. DANGEARD hielt eine Form 8 Jahre im Dunkeln; sie wuchs gut, blieb aber grün. ARTARI hat u. a. diese Frage etwas genauer an Stichococcus bacillaris geprüft, und einige Abweichungen gefunden. In einer Nährlösung, welche außer den üblichen Salzen Leucin oder Mannit und dazu $KNO_3$ enthielt, wurde die Alge im Dunkeln farblos, um, ans Licht gebracht, wieder zu ergrünen. Mit Mannit und $NH_4NO_3$ wurde sie im Dunkeln hellgrün, und wenn er im Dunkeln Asparagin mit Ammoniumnitrat zur Verfügung stellte, wurde Stichococcus

vollends grün gefärbt. Andere Algen folgen diesem Beispiel und bestätigen damit wenigstens teilweise das oben Gesagte.

Euglena gracilis, und wahrscheinlich auch andere Arten der Gattung gedeihen sehr gut auf organischen Substraten, zumal auf solchen, die Peptone oder ähnliche leicht verwendbare Stickstoffverbindungen enthalten. Im Lichte sind sie auf diesem schön grün, im Dunkeln aber werden die neu entstehenden Zellen farblos. Allerdings verlieren sie die Chromatophoren nicht ganz, vielmehr werden diese zu Leukoplasten, und wenn man nun den Flagellaten ans Licht bringt, so ergrünt er von neuem in ganz kurzer Zeit. Das alles fand ZUMSTEIN; TERNETZ, ANDREESEN u. a. bestätigten es.

KUFFERATH sah seine Chlorella luteo-viridis ebenfalls bei guter Ernährung im Dunkeln erblassen, und so sind noch mancherlei Notizen in der Literatur zerstreut, KUFFERATH stellt sie zusammen.

Demgegenüber finden sich auch vielfach Angaben, wonach die Algen bei guter organischer Nahrung im Licht farblos werden. KARSTEN sah an Nitschia- und Navicula-Arten ein Verblassen oder völliges Farbloswerden in Glykokoll mit Traubenzucker. Auch im Freien konnten KOORDERS wie auch KARSTEN verfolgen, daß Diatomeen, welche an fäulnisreichen Orten leben, ganz bedeutend verblassen. KRÜGER berichtet Entsprechendes von der in Baumflüssen vorkommenden Chlorella protothecoides, und MATRUCHOT und MOLLIARD, wie auch ARTARI fanden den Stichococcus wiederum verblaßt oder farblos bei Fütterung mit gewissen organischen Verbindungen.

Scenedesmus caudatus bleibt nach ARTARI grün in 0,5%iger Glykose, wird farblos in 3—5%iger Zuckerlösung, Scenedesmus acutus entfärbt sich nach BEIJERINCK in 12%iger Maltose usf.

Weiteres bei ADJAROFF, GRINTZESCO, CHODAT, RADAIS, LIMBERGER u. a. Leider ist die Versuchsanstellung in diesen Arbeiten nicht immer so beschrieben, daß ein völlig klares Bild entstände, immerhin ist kein Zweifel, daß ein Verblassen im Licht bei organischer Ernährung nicht selten ist.

Auf Grund eigener Versuche und auf Grund der Befunde früherer Forscher hat sodann PRINGSHEIM scharf hervorgehoben, daß ein Verlust der grünen Farbe im Licht besonders dann einsetzt, wenn der Vorrat an verfügbaren Nährsalzen, zumal an Stickstoffverbindungen, zu knapp wird. Das kann geschehen durch künstliche Entziehung der fraglichen Substanzen in den Kulturen, oder durch Aufzehrung des Vorrates seitens der Organismen selber. Es findet dann eine Verarmung an Chlorophyll statt, während die karotinartigen Farbstoffe stark hervortreten. So erklärt sich dann die gelbe Färbung, welche die Forscher so oft erwähnen, wenn sie vom Schwinden des Chlorophylls sprechen. Das Verblassen bei Stickstoffmangel vollzieht sich u. a. bei Haematococcus, Scenedesmus, Rhaphidium und Euglena. In dieselbe Gruppe von Erscheinungen gehört dann auch das Verfärben von Cyanophyceen, welches gleichzeitig von MAGNUS und SCHINDLER, wie auch von BORESCH, später von PRINGSHEIM und HARDER beschrieben wurde.

CHODAT will das Verblassen der Algen in vielen Fällen darauf zurückführen, daß N und C nicht im richtigen Verhältnis zueinander geboten wurden. Dafür mag u. a. sprechen, was wir auf S. 194 bezüglich der Verarbeitung gewisser Stickstoffverbindungen sagten.

Beim Wechsel der Farbe unter verschiedenen Ernährungsbedingungen werden die Chromatophoren häufig in Mitleidenschaft gezogen. Nach MATRUCHOT und MOLLIARD wird z. B. die bei Stichococcus normalerweise in Einzahl vorhandene Chlorophyllplatte durch Dextrinlösung in eine tief lappige Modifikation übergeführt; in Rohrzucker, Maltose, Inulin usw. zerfällt sie in mehrere Teile. Im Dunkeln ist eine Verkleinerung der Chromatophoren zu verzeichnen. Ähnliches wird für andere Algen berichtet, und das führt hinüber zu den verblassenden Formen. Handelt es sich um Euglenen, so vermehren sich die Chromatophoren durch wiederholte Teilung, werden aber immer blasser und stellen schließlich kleine Leukoplasten mit einem Pyrenoid dar (ZUMSTEIN, TERNETZ).

Bei Nitschien findet (**1**, 116) ebenfalls eine Reduktion der Chromatophoren satt, doch behalten dieselben immer eine Spur von Färbung; bei anderen Diatomeen aber bleibt nach KARSTEN der Farbstoffträger in voller Größe erhalten, verliert freilich fast alle Farbe. Liegen aber auch kleine Verschiedenheiten vor, so konnte doch in keinem der Fälle die wir hier vor Augen haben, ein wirkliches Verschwinden der Chromatophoren nachgewiesen werden, und meistens ließ sich zeigen, daß die farblos gewordenen Körperchen unter geeigneten Bedingungen wieder ergrünen.

Das gilt wiederum besonders für Euglena.

Von alledem, was wir bislang von Farblosigkeit erzählten, grundsätzlich verschieden ist vielleicht eine Erscheinung, welche BEIJERINCK zuerst an Chlorella variegata klarlegte. Diese Protococcacee lebt im Schleimflusse von Bäumen (Ulmen). Dort ist sie meistens farblos, wird aber bei Züchtung auf verschiedenen Nährböden grün. Auf organischer Unterlage behalten aber die Kulturen keine einheitliche Farbe, vielmehr erscheinen Teile der ganzen Masse mit zahlreichen Zellen farblos, oder gelblich, andere aber rein grün. Die auf Gelatine u. a. erwachsenden Krusten usw. erhalten somit ein scheckiges Aussehen. Sowohl aus den farblosen wie aus den grünen Zellen kann man wieder scheckige Kolonien erziehen, und zwar im Licht wie im Dunkeln. BEIJERINCK hält das alles für Variationserscheinungen und vergleicht eine bunte Kultur, so wie wir sie schilderten, mit einem panachierten Blatt. KUFFERATH beschreibt für die Chlorella luteo-viridis ganz ähnliche Vorgänge, meint aber, daß es sich nicht um Variationen oder Mutationen handle, sondern um Farbenänderungen, wie wir sie vorher für Euglena u. a. beschrieben haben. Denn die grünen bzw. farblosen Zellen der Chlorella luteoviridis erscheinen immer an bestimmten Orten in den Kulturen, die einen an den dickeren, die anderen an den dünneren Stellen der Nährgelatine. So könnten Nahrungszufuhr, Differenzen in der Belichtung usw. sehr wohl die eine oder die andere Färbung induzieren. Tatsächlich sind ja diese Faktoren in Massenkulturen niemals ganz gleich; zudem scheinen die fraglichen Chlorellen auf einen Wechsel in der Umgebung sehr leicht zu reagieren. Das stimmt nun freilich nicht ganz zu LIESKE. Dieser sah farblose Formen ganz plötzlich auftreten (Chlorella usw.), in einer oder der anderen Kultur erschien unter zahlreichen grünen Kolonien eine einzige farblose oder einige wenige. Das spricht für BEIJERINCKs Auffassung. Vielleicht aber haben ja die verschiedenen Forscher Verschiedenes vor sich gehabt. LIESKEs Befunde führen vielleicht hinüber zu dem, was ZUMSTEIN und TERNETZ für Euglena gracilis beschrieben haben. Bei guter Ernährung entstehen in den belichteten Kulturen

der eben genannten Flagellaten unter tausenden von grünen Zellen ganz vereinzelt völlig farblose Individuen, die des Augenfleckes entbehren, und keinerlei Leukoplasten in irgendeiner Form erkennen lassen. Diese „hyaline Lichtform" vermehrt sich auf organischer Unterlage ziemlich ausgiebig, ist aber wenig widerstandsfähig, sie konnte in keiner Weise wieder „grün gemacht" werden. TERNETZ glaubt, daß sie ihr Dasein einer ungleichen Teilung grüner Zellen verdanke; bei dieser erhalte die eine Tochter den gesamten Chromatophorenapparat, der anderen werde nichts von dem zugewiesen. Ist dem so, dann ist ein späteres Ergrünen ganz von selbst ausgeschlossen. Damit ist es aber auch noch nicht genug. In organischer Lösung, und am Licht begannen einzelne Kulturen langsam zu verblassen, d. h. es entstanden erst schwächer gefärbte, dann völlig farblose Formen, und letztere stimmten mit der hyalinen Lichtform völlig überein, besaßen vor allem keinen Augenfleck. Gewisse Zwischenformen aber führten einen solchen, und dazu auch wohl einige Chromatophoren. Diese Gebilde können weiter die völlig farblosen Zellen liefern, aber sie können auch wieder völlig normalen grünen Individuen den Ursprung geben. — eben weil sie mindestens noch Reste von Chromatophoren enthalten. TERNETZ nimmt wohl mit Recht an, daß diese Zwischenform entstehe, weil Neubildung von Chlorophyll unterbleibe, und der vorhandene Vorrat auf eine größere Zahl von Individuen verteilt werde.

Diese Zwischenformen mögen den farblosen Zellen entsprechen, welche BEIJERINCK und KUFFERATH bei Chlorella fanden. Ob dies eine Mutation oder etwas Ähnliches sei, lasse ich dahingestellt.

Auf manche andere Angaben, in welchen von „farblosen Grünalgen" die Rede ist, gehe ich nicht ein. KUFFERATH, CHODAT u. a. geben darüber einge Auskunft. Völlig geklärt ist die Sache nicht.

## 5. Assimilate und Reservestoffe.

### a) Stickstofffreie.

Flagellaten und Grünalgen.

Unsere Kenntnisse über die Produkte der Assimilation bei den Algen sind nicht übermäßig erfreulich. Für eine nennenswerte Zahl von Chlorophyceen freilich dürfte ohne weiteres Übereinstimmung mit höheren Pflanzen zu konstatieren sein. Darauf weisen die Versuche von FAMINTZIN und KRAUS hin. Sie fanden, daß Spirogyren im Dunkeln entstärkt werden, im Licht aber schon nach 5 Minuten neue Stärke bilden. In ähnlicher Weise produzieren die übrigen Konjugaten, die Volvocales, die Ulotrichales, Charales, Siphonocladiales und ein Teil der Siphonales (z. B. Udotea nach KÜSTER, Dichotomosiphon und Derbesia nach ERNST) mehr oder weniger reichliche Stärkemassen, die jederzeit leicht nachzuweisen sind. Man wird sie zunächst als das „erste sichtbare Assimilationsprodukt" ansprechen, doch können sie natürlich auch als Reservestoff fungieren.

Natürlich sind andere Kohlehydrate nicht ausgeschlossen, so fand NÄGELI Sphärokristalle bei Acetabularien, die in Alkohol konserviert waren, und LEITGEB zeigte, daß man es mit Inulin zu tun habe. Auch bei Bryopsis ist diese Substanz vielleicht gegeben (KÜSTER). Bei Phytophysa und Phyllosiphon (Kap. Parasiten) werden „Zellulinkörner" angegeben. Vielleicht sind sie der Florideenstärke ähnlich.

Glykogen wurde zuerst von ERRERA für Euglena festgestellt, bei Chorella (BEIJERINCK, KUFFERATH) wird er besonders bei Gegenwart von $K_2CO_3$ gebildet. Protococcaceen enthalten nicht selten Tetrit oder Erythrit, ebenso Trentepohlia (s. CZAPEK). Dagegen wurde Mannit in Grünalgen niemals wahrgenommen.

Nicht wenige Siphonales speichern im Gegensatz zu den Vorigen reichlich Öl und bilden kaum jemals Stärke. Mit seinen Ölmassen in den Fäden und in den Oogonie ist Vaucheria das beste Beispiel. Die Öltropfen hängen nach SCHMITZ und SCHIMPER außen an den Chloroplasten, sie sehen aus, als ob sie aus letzteren herausgetreten wären. Daß sie infolge der Assimilation entstehen, hat BORODIN wahrscheinlich gemacht. SCHIMPER bestritt das, allein FLEISSIG konnte doch zeigen, daß die BORODINsche, auch von KLEBS vertretene Auffassung zu Recht bestehe. Das Öl vermehrt sich im Licht, nimmt im Dunkeln ab usw. Möglich ist nach den genannten Autoren, daß seiner Bildung ein Kohlehydrat voraufgehe. Für das Öl von Bryopsis und anderen Siphoneen dürfte dasselbe gelten. SENN glaubt auch das Öl der Chroolepideen als Reservestoff ansprechen zu dürfen, und wenn das richtig ist, könnte man wohl für Haematococcus, Dunaliella u. a. dieselbe Deutung zulassen (s. auch PRINGSHEIM, SUCHLANDT, REICHENOW, TEODORESCO).

Ausnahmslos, soviel mir bekannt, bilden die Heterocontae im Gefolge der Photosynthese öl- oder fettartige Tröpfchen, die in Alkohol nicht immer löslich sind (KLEBS, BOHLIN). In den normalen vegetativen Zellen ist eine Substanz nachweisbar, welche FEHLINGsche Lösung reduziert; in der Kultur gebotene Zucker werden von den Zellen der Conferven u. a. gespeichert, oder auch in andere Zucker umgewandelt. Danach darf man annehmen, daß das Öl erst aus Kohlehydraten gebildet werde. Das gilt auch für die Öl- und Stärke-bildenden Grünalgen (KYLIN). In solchen kommen gelegentlich Stärke und Öl nebeneinander vor, z. B. erwähnt GERNECK Cystococcus und Chlorococcum.

Ölalgen sind endlich auch die Diatomeen. Schon LÜDERS (1, 131) hat darauf hingewiesen, daß in den Diatomeenzellen das Öl bei raschem Wachstum abnimmt, aber zunimmt, wenn die Vermehrung verlangsamt wird. Ähnliche Angaben kehren bei späteren Autoren (PFITZER, KARSTEN, LAUTERBORN, BEIJERINCK, HEINZERLING) wieder, und man kann sich leicht davon selbst überzeugen, daß dies zutrifft. Genauere Angaben freilich fehlen, wie auch ARTHUR MEYER betont.

Die Ölmassen sind meistens außerhalb der Chromatophoren zu beobachten, wie diejenigen von Vaucheria. MERESCHKOWSKY aber findet auch Öl in den Farbkörpern der Diatomeen. Daraus aber zu schließen, daß besondere Elaeoplasten vorliegen, scheint mir nicht notwendig zu sein (s. auch HEINZERLING).

Vereinzelt taucht Öl auch bei Florideen auf, z. B. gibt WAKKER solches für Laurencia und Plocamium in geringen Mengen an (vgl. auch BERTHOLD).

Wir haben im ersten Band hinreichend oft erwähnt, wie die Hypnozygoten sich mit fettem Öl füllen, und z. B. für Spirogyren, Desmidiazeen und Mesotaenien wird von mehr als einem Autor beschrieben, wie die in den Zygoten anfänglich vorhandene Stärke zugunsten des Öles schwindet, nachher aber bei der Keimung wieder auftritt.

Daraus ergibt sich auch, daß verschiedene Organe der gleichen Art verschiedene Stoffe speichern können.

In den Zellen der Euglenen und verwandter Flagellaten ist Stärke niemals nachzuweisen, ihre Stelle aber wird unverkennbar vertreten durch bestimmt geformte Körper, welche bereits die älteren Bearbeiter dieser Gruppe bemerkten; GOTTLIEB nannte dieselben Paramylon, weil sie eine der Stärke ähnliche Zusammensetzung hat, G. W. FOCKE beschrieb sie schon, KLEBS, SCHMITZ, BÜTSCHLI widmeten ihnen besonders ihre Aufmerksamkeit (**1**, 48).

Das Paramylon färbt sich weder durch reine Jodlösung, noch durch Chlorzinkjod, verhält sich indifferent gegen Wasser, Alkohol, Äther, sowie gegen organische Säuren; Salzsäure, Salpeter- und Chromsäure greifen Paramylon schwer an; dagegen wird es durch konzentrierte Schwefelsäure und durch Kalilauge gelöst, sobald die Konzentration der letzteren 6% überschreitet. Der Auflösung geht bei schwacher Einwirkung der genannten Reagenzien eine Quellung vorauf. Das geschieht auch im Formalin, welches den Körper schließlich ganz löst. Aus der Lösung wird er durch Alkohol wieder gefällt; auch aus der Kalilösung kann Paramylon als solches wieder gewonnen werden. Die Schwefelsäure dagegen wandelt es in Zucker (eine Glukose) um. Das läßt vielleicht schließen, es handle sich um ein Polysaccharid.

Bei den Chrysomonaden findet sich das leider noch wenig geklärte Leucosin, vielleicht auch ein Kohlehydrat (s. CZAPEK). Andere Flagellatengruppen mögen wieder andere Reservestoffe führen (z. B. gibt BEIJERINCK für Peridium und Phaeocystis ein fettes Öl an); sie treten meist so konstant auf, daß man aus ihnen fast auf die Verwandtschaft schließen kann.

### Braunalgen.

Die Frage nach den Assimilaten der Braunalgen scheint durch KYLIN einer gewissen Klärung entgegenzugehen.

Wir haben auf S. 46 von CRATOschen Physoden gesprochen, d. h. von Bläschen, welche in den Plasmalamellen resp. Plasmasträngen liegen, und in diesen mehr oder weniger lebhaft gleiten. Solche Gebilde sind von BERTHOLD schon früh in den Paraphysen von Asperococcus usw., später von SCHMITZ, HANSEN, BRUNS, CRATO, KUCKUCK, SWINGLE, HANSTEEN, HUNGER, LE TOUZÉ, SKOTTSBERG u. a. bei Sphacelarien, Dictyotaceen, Fucaceen usw. gefunden worden. KYLIN sah sie bei etwa 50 verschiedenen Arten. Dieselben sind in derselben Zelle oft recht verschieden groß. Kleinere Physoden oder Fucosanblasen, wie sie KYLIN nennt, liegen vorzugsweise in den peripheren Teilen der Zelle zerstreut, die größeren, wohl durch Verschmelzung der kleineren entstanden, häufen sich traubig um den Zellkern. Die in Rede stehenden Gebilde finden sich vorzugsweise in den Assimilationsgeweben und in den Fortpflanzungsorganen, jede Art hat ihre eigene Verteilung, z. B. finden wir bei Dictyota in der Hautschicht recht kleine, in der Mittelschicht große Bläschen, vielfach sind auch die Basalzellen der Haare damit versehen; bei den Laminarien treten sie nur im geringen Umfange auf.

Die Physoden mag man einstweilen als Organe sui generis ansprechen. Mit den Pyrenoiden haben sie trotz HANSTEENs gegenteiliger Meinung offensichtlich nichts zu tun, eher mit den Vakuolen, wie auf S. 46 hervorgehoben.

Über den Blaseninhalt ist viel diskutiert worden. Man erhält mit ammoniakalischer Silberlösung und mit Osmiumsäure eine Schwärzung,

also stes reduzierende Wirkungen; deshalb hat man auf Fett geschlossen, allein der Schluß dürfte nicht zwingend sein. Denn nach HUNGER bleibt die Reaktion mit Osmiumsäure nicht aus, wenn man vorher mit Benzol, Chloroform, Schwefelkohlenstoff behandelt, in denen doch Fette löslich zu sein pflegen.

Soviel ich weiß, wurde dann durch CRATO zuerst gezeigt, daß sich der Physodeninhalt mit der von WAAGE empfohlenen Vanillinsalzsäure intensiv rot färbt, wie es das Phloroglucin tut. Man braucht aber deshalb nicht auf die Anwesenheit dieses Körpers zu schließen, denn HERM. MÖLLER behauptet, daß auch Gerbstoffe diese Reaktion geben. Die Anwesenheit solcher hatte schon BERTHOLD angegeben; dafür spricht die Reaktion mit Kaliumbichromat, wie die Speicherung, welche Farbstoffe, besonders das Methylenblau und Methylviolett erfahren. KYLIN schließt sich diesen Auffassungen im wesentlichen an; der Inhalt der Blasen ist auch nach ihm eine den Gerbstoffen verwandte Substanz. Er behält für diese den Namen Fucosan bei, obwohl HANSTEEN irrtümlich behauptet hatte, dasselbe sei ein Kohlehydrat. Auch L. KOCH hatte ähnliches vermutet. Mit MOLISCH meint KYLIN weiter, es entstehe aus dem Fucosan durch Oxydation das Phycophaein.

Ist das Fucosan auch kein Kohlehydrat, so kommen doch solche Körper in den Braunalgen in großer Menge vor. Schon HUNGER wies dieselben in den sogenannten Epidermiszellen von Dictyota nach und zeigte auch ihr Verschwinden bei der Verdunkelung, daraufhin sagte ich schon in der ersten Auflage: „Danach ist es möglich, daß dem vermeintlichen Phloroglucin nur eine sekundäre Rolle zufällt, und die Wahrscheinlichkeit wächst, daß Kohlehydrate die Assimilationsprodukte der braunen Algen sind".

Das war eine Vermutung, KYLIN zeigte endgültig, daß sie richtig ist. Er fand Monosaccharide — Dextrose, Lävulose — sowohl bei Laminarien, als auch bei Fucaceen. Diese gehen, wie bei höheren Pflanzen, bald in Polysaccharide über und sind deshalb meist nur in geringer Menge nachweisbar. In den Laminarien häufen sich die Laminarine, eine Gruppe von Polysacchariden, die im einzelnen noch der Untersuchung harrt. Die Laminarine bilden in Laminaria saccharina und digitata bis zu 35% des Trockengewichtes. Fucus serratus enthält davon 19%, Fucus vesiculosus und Ascophyllum nur 7%. In den letztgenannten Arten tritt Fett in erheblicher Menge an die Stelle der Kohlehydrate, und wohl bei allen Braunalgen zeigt sich Mannit neben den genannten Körpern als Reservestoff. KYLIN fand davon bis zu 7%, nachdem STENHOUSE schon auf diese Erscheinungen hingewiesen.

Der Assimilationsstoffwechsel der Phaeophyceen vollzieht sich also im wesentlichen wie bei den grünen Pflanzen. Die entstehenden Monosaccharide gehen, das wies KYLIN nach, in Disaccharide über, und diese in Polysaccharide, nur sind die letzteren keine Stärke.

## Rotalgen.

Viele Florideen besitzen in ihren Zellen Körner, welche man auf Grund der sogleich anzugebenden Reaktionen als Florideenstärke bezeichnet hat. NÄGELI, VAN TIEGHEM, BERTHOLD, SCHMITZ, HANSEN, BRUNS, KYLIN berichteten über dieselbe, von den älteren Autoren aber beschäftigte sich ROSANOFF, von den neueren BÜTSCHLI und KOLKWITZ am eingehendsten mit der Sache [MANGENOT].

Kolkwitz vermißte die fragliche Substanz bei keiner Floridee der Nordsee, und wenn andere Forscher sie nicht immer fanden, so ist das wohl vielfach ein Zufall, der durch die Entwicklungsstufe der untersuchten Objekte bedingt gewesen sein mag.

Die in Rede stehenden Körner zeigen, wie van Tieghem zuerst fand, Doppelbrechung. Mit Jod färben sie sich bräunlich, gelegentlich mit einem Stich ins Rötliche. Doch das wird anders, wenn man eine mäßige Quellung herbeiführt. Solche erfolgt durch Wasser von 75$^{0}$, Kalilauge, Chlorzink, Chloralhydrat usw. Am einfachsten erzielt man eine gute Reaktion, wenn man die Objekte mit der üblichen Jod-Jodkaliumlösung halb eintrocknen läßt, oder noch besser, wenn man die Objekte für 24 Stunden in jene Lösung einsetzt.

Auf die eine oder andere Weise gequollene Körner zeigen durch Jod etwas verschiedene Färbungen.

Kolkwitz unterscheidet einen Laurenciatypus mit hell weinroter Färbung und einen Furcellariatypus mit blauvioletten Tönen. Diesen beiden Typen schließen sich zahlreiche Florideen an, doch kommen gelegentlich nicht bloß hellere Töne zum Vorschein, sondern auch solche, welche sich mehr dem Blau nähern oder fast mit der üblichen Stärkefarbe identisch sind. Z. B. spricht Rosanoff für Rytiphloea von einfacher Bläuung der Körner, und ich selbst habe neben den erwähnten Färbungen Reaktionen erhalten, die von dem reinen Blau der normalen Jodstärke nur wenig abwichen, ebenso Belzung und Henckel. Der Normalton freilich wurde nicht vollständig erreicht. Die Verschiedenheiten im Farbenton müssen wohl in der differenten Ausbildung der fraglichen Körner bei verschiedenen Spezies liegen, denn sie traten z. B. hübsch hervor, als ich auf Polysiphonia nigrescens und Ceramium tenuissimum nach gleicher Vorbehandlung unter dem nämlichen Deckglase Jod-Jodkalium einwirken ließ.

Auch verschiedene Altersstufen können sich wohl verschieden färben, wenigstens erwähnt Belzung, daß sich junge Körner besonders leicht bläuen.

Greenish brachte durch Auskochen des Sphaerococcus lichenoides Stärke in Lösung, die er durch Jod und Überführung in Zucker nachwies. Durch Auskochen von Polysiphonia nigrescens kann man mit destilliertem Wasser eine Lösung erhalten, die sich tief violett färbt.

Kylin isolierte die Körner mechanisch und sah, wie sie durch Malzdiastase leicht verzuckert wurden. Bei Hydrolyse lieferten sie Dextrose. Danach ist an der Stärkenatur jener Körner um so weniger zu zweifeln, als Bartholomew in einem nach geeigneten Vorschriften hergestellten Auszug aus roten Algen ein Enzymgemenge — Diastasen — isolierte, das normale Stärke verzuckerte.

Bruns hat nun schon darauf hingewiesen, und Bütschli hat es bestätigt, daß die Reaktionen der Florideenstärke erhebliche Ähnlichkeit haben mit denjenigen der sogenannten roten Stärkekörner höherer Pflanzen, d. h. solchen, die sich mit Jod rot färben. Noch mehr Anklänge sind vorhanden an die Reaktionen, welche Arthur Meyer in seinem Stärkebuch für die Skelette von $\alpha$-Amylose angibt. Diese färben sich nach dem Eintrocknen mit Jod-Jodkalium blau. Meyer führt die Reaktion zurück auf Quellung von $\beta$-Amylose, die in den Poren des $\alpha$-Amyloskelettes zurückgeblieben war.

Hier ähnliches anzunehmen, liegt nahe, und wir kämen zu dem Schluß, daß die Florideenstärke aus verschiedenen Amylosen oder ver-

wandten Körpern bestehe, die in wechselnder Menge bei den einzelnen Spezies auftreten und damit auch eine verschiedenartige Jodfärbung in jedem Falle bedingen. Das muß freilich bewiesen werden — ebenso wie die Auffassung von KYLIN, wonach zwar eine der „blauen" und „roten" Stärke ähnliche, aber doch spezifische Modifikation vorliege. BÜTSCHLI hatte schon von einer Mittelstufe zwischen Amyloerythrin und Amyloporphyrin gesprochen.

Die Struktur der Körner weicht allerdings von derjenigen der üblichen Stärkekörner zweifellos ab. HANSEN sah bei Gracilaria dura abgestumpft kegelförmige Gestalten mit eingestülpter Basis. BRUNS findet die Gebilde bei anderen Arten etwas flacher und gleiches beobachtete ich bei dem für unsere Zwecke sehr geeigneten Ceramium tenuissimum, wo die Körper sehr flach scheibenförmig sind. ROSANOFFs Angaben lassen auch noch andere Formen vermuten. Durch Anwendung von Quellungsmitteln fand BRUNS einen zentralen Kern, dessen Bau von demjenigen der Peripherie abweicht. Das trifft zu, aber bei geeigneter Behandlung (24stündiger Einwirkung von Jod-Jodkalium oder Austrocknenlassen mit diesem Mittel) finde ich einen zentralen, ziemlich dunkel gefärbten Körper, umgeben von einem etwas helleren Hof, dann aber folgt ein außerordentlich regelmäßiger Kranz von runden Körnchen, welche wie Perlen das Ganze umrahmen. Diese „Perlen" sind bald größer, bald kleiner; an den größeren Scheiben sah ich zwei Reihen. Bei schwacher Quellung bewirken die „Perlen" eine zierliche Kerbung des Randes. Stärkere Quellung ruft Krümmung, ja Einrollung des Ganzen hervor. Bisweilen (nach energischer Einwirkung von Reagenzien) sah es aus, als ob ein plattenförmiger Körper umgerollt zurückbleibe, während das übrige stark aufquoll. Auffallend ist, daß die Perlen heller sind als die Masse, in welcher sie eingebettet liegen.

Ist damit auch noch keine volle Klarheit gewonnen, so scheinen mir doch die Befunde darauf hinzudeuten, daß Körperchen vorliegen, welche, selbst von anderer Substanz, erst die Kohlehydrate in sich bergen. Ist das der Fall, so wird man an pyrenoidähnliche Gebilde denken, die allerdings ohne Zusammenhang mit den Chromatophoren wachsen können. Bezüglich des letzteren ist für die älteren Körner kein Zweifel, liegen sie doch häufig recht zahlreich in einer Ecke der Zellen aufgehäuft.

Eine andere Frage aber wäre, ob dem von Jugend auf so sei. Sie aufzuwerfen, scheint mir nicht ganz müßig. SCHMITZ kommt zwar dazu, diese Frage zu verneinen, aber er gibt doch an, daß bei Helminthocladia die Stärkekörner an der Oberfläche des Chromatophor-Mittelstückes, in der Nähe des Kernes, gebildet würden, und wenn ich die jungen Internodialzellen von Ceramium tenuissimum betrachte, so finde ich, daß die bandförmigen Chromatophoren nicht immer, aber doch häufig, auf ihrer Innenseite in ziemlich gleichmäßigen Abständen „Stärkekörner" tragen. Soweit ich sehe, sind sie mit der konkaven Seite dem Chromatophor zugekehrt.

Das entspricht einer Beobachtung von HENCKEL an Cystoclonium. Hier sind die Chromatophoren fast kugelig, die Stärke aber bedeckt diese Kugeln partiell, schalenartig. Später isolieren sich die Schalen. DARBISHIRE schildert Leukoplasten, welche sich an Stelle der Rhodoplasten im Zentralkörper von Phyllophora bilden. Diese lassen Stärkekörner hervorgehen, welche Scheiben mit zwei bis drei konzentri-

schen Ringen darstellen, offenbar die Gebilde, von welchen wir schon oben sprachen.

Natürlich ist damit noch keine volle Einsicht gewonnen, aber die Befunde mahnen doch zu erneuter Untersuchung, die auch SCHIMPERs Angaben zu berücksichtigen hätte, wonach sich bei Nitophyllum, Callithamnion usw. Schalen von Florideenstärke um den resp. die Zellkerne ausbilden.

Daß nun die Florideenstärke tatsächlich ein Assimilationsprodukt resp. ein Reservestoff ist, hat KOLKWITZ wohl einwandfrei gezeigt.

Das Laub der Delesseria sanguinea (**1**, 591) wird in der ungünstigen Jahreszeit zerstört, nur die Mittelrippen bleiben übrig (Ausführliches später). In diesen wird nach KOLKWITZ die „Stärke" gespeichert, um nachher gelöst zu werden und in die austreibenden Sprosse einzuwandern. Ebenso häuft sich die Stärke an der Basis der Cystokarpien und geht später in die Karposporen. Auch bei Polysiphonien bleiben im Sommer nur die älteren, derberen Sproßteile übrig, die jüngeren sterben ab. Die ersteren aber sind mit Stärke vollgepfropft, und auf Kosten dieser treiben im Winter oder Frühjahr neue Sprosse aus.

Einjährige Florideen zeigen zwar zahlreiche kleine Stärkekörner, aber natürlich keine Speicherung derselben.

Verdunkelungs- resp. Belichtungsversuche zeigten endlich die Abhängigkeit der Stärkebildung auch bei den Florideen vom Licht.

KYLIN fand bei Florideen D e x t r o s e und nicht selten Trehalose in mäßigen Mengen. Lävulose, Saccharose und Maltose fehlen. So wären auch hier Zucker die Vorläufer der Stärke. Mannit fehlt stets.

Körper, welche KNY, BERTHOLD u. a. für das Irisieren der Florideen verantwortlich machen (s. Kap. Lichtwirkung), hält HANSEN für Assimilationsprodukte, ebenso gestielte Körperchen bei Laurencia obtusa u. a. Da über das Schicksal dieser Körper nichts bekannt ist, verweise ich auf seine Arbeit.

### b) Stickstoffhaltige Reservestoffe.

In den Algen wird Eiweiß zweifellos in sehr vielen Fällen (wie bei höheren Pflanzen) in „amorpher" Form gespeichert, daneben aber tritt es nicht selten in Gestalt von Kristalloiden auf. Solche beschrieb zuerst KLEIN ausführlicher für Florideen auf der einen, für Siphonocladiales und Siphonales auf der anderen Seite. SCHMITZ erwähnte sie für die beiden letztgenannten Gruppen, ebenso BERTHOLD, WAKKER, ERNST u. a. Nach BERTHOLD (Mskr.) häufen sie sich in den Schläuchen von Codium besonders vor Beginn der Gametenbildung an, und ebenso berichtet KLEIN für Acetabularia u. a., daß die fraglichen Körper sich in jungen Schirmen finden, während sie später bei der Cystenbildung verbraucht werden.

ARTHUR MEYER freilich weist in seiner Zusammenstellung darauf hin, daß einige Forscher, besonders KLEIN, totes Material in Händen hatten; man sei nicht sicher, ob die Kristalloide nicht post mortem entstanden seien.

Die Kristalloide dürften meistens dem regulären System angehören oder doch in Formen auftreten, die äußerlich nicht wesentlich von jenen abweichen.

Die Gebilde liegen nach Angabe der meisten — nicht aller — Autoren in der Vakuolenflüssigkeit, sie sind in der lebenden Zelle nicht immer leicht sichtbar, weil sie vom Plasma verdeckt werden, dagegen

treten sie alsbald in die Erscheinung, wenn der Zellsaft aus verletzten Zellen austritt.

Unter solchen Umständen kommen auch noch andere feste Eiweißkörper zum Vorschein. Es handelt sich (besonders bei Derbesia und Bryopsis) um faser- resp. spindelförmige Gebilde auf der einen, um Kugeln auf der anderen Seite. Die Fasern sind nach NOLL, der sie wohl zuerst beschrieb, Kristallnadeln, welche mehr oder weniger gequollen sind, die Kugeln erkannten KÜSTER u. a. als Sphärokristalle. Beide Körper geben die üblichen Eiweißreaktionen. Sie liegen ebenfalls im Zellsaft der intakten Zelle (NOLL) und werden nicht erst bei Verwundungen gebildet, wie KÜSTER angab. Dagegen können sie allerdings nach NOLL an Wunden hingeführt werden und hier als Baumaterial beim Verschluß Verwendung finden. Sie sind ganz allgemein Reservestoffe.

Sphärokristalle und Kristalloide werden nach ERNST selten in derselben Pflanze beisammen gefunden.

Die hier erwähnten Kristalloide liegen stets im Cytoplasma und finden sich nur bei Algen, welche in den Chromatophoren keine Pyrenoide führen. Die Kristalle in den letzteren sind an anderer Stelle erwähnt. In den Zellkernen kommen bei Algen niemals solche Gebilde vor (ARTHUR MEYER).

Volutin nennt ARTHUR MEYER einen Körper, welcher sich mit Jod nur gelblich, mit Methylenblau und Schwefelsäure (1%ig) schön blau färbt. Eiweißreaktionen geben die fraglichen Massen nicht. MEYER glaubt es mit Verbindungen der Nukleinsäure zu tun zu haben, aber nicht mit einem Nukleinproteid.

Besonders bei den Diatomeen bildet das Volutin doppelbrechende, farblose Körnchen, die gelegentlich hohl, manchmal auch wohl zähflüssig sind (Sphärite nach ARTHUR MEYER), und dem Plasma, mit Vorliebe in der Nähe des Kernes, eingelagert werden. Es sind das jene Gebilde, welche sich mit Hämatoxylin rotviolett färben. Sie wurden zuerst von BÜTSCHLI bei Bakterien gefunden, dann aber auch bei den Diatomeen u. a. erkannt. LAUTERBORN, KARSTEN, MERESCHKOWSKI, HEINZERLING REICHENOW u. a. haben sie mehrfach behandelt. ARTHUR MEYER gab neuerdings eine Zusammenstellung.

Auch bei Desmidiaceen und Zygnemaceen, bei vielen Volvocaceen (ZIMMERMANN), Tetraspora, Coleochaete, Batrachospermum und Ectocarpus fanden A. MEYER u. a. das Volutin mehr oder weniger reichlich. Danach wird es auch bei den Verwandten dieser Algen kaum fehlen, ist es doch auch in verschiedenen Pilz- und Bakteriengruppen reichlich gegeben.

Das Volutin ist mit ziemlicher Sicherheit als ein Reservestoff anzusprechen.

### c) Wanderungen und Abbau.

Die Speicherung der Reservestoffe findet bei den derben Algenformen in den inneren Gewebeteilen, weniger an der Peripherie, statt. Wie auf S. 60 erwähnt, kann man wohl von einem Speichergewebe in gewissen Fällen reden, aber sehr ausgeprägt ist dasselbe meistens nicht. Vielleicht muß man Zellen ohne Chromatophoren, welche PETERSEN im Rindengürtel von Ceramium beschrieb, als spezifische Organe für jenen Zweck ansprechen. Ihr dichter Inhalt gibt alle Reaktionen der Proteinstoffe. Auch die Blasenzellen der Antithamnien, Bonnemaisonien usw. könnten eine ähnliche Deutung erfahren, doch ist das alles sehr unsicher.

Da die Algen vom Wasser allseitig umspült sind und zweifellos auf ihrer ganzen Oberfläche Salze aufnehmen können, ist von einer ausgiebigen Wanderung der Nährmaterialien in dem Sinne wie bei den höheren Pflanzen wohl nicht die Rede. Immerhin läßt sich eine Ortsveränderung gewisser Elemente nachweisen. WILLE zeigte, daß bei den laubwerfenden Laminarien Phosphor- und Stickstoffverbindungen weit weniger im alten Teile des Thallus gegeben sind als im jungen; er schließt wohl mit einigem Rechte daraus, daß eine Rückwanderung aus den zum Abfalle bestimmten Flächen in die jüngeren erfolgt.

Eine Wanderung der Reservesubstanzen bzw. der Umwandlungsprodukte dieser muß natürlich überall da erfolgen, wo ruhende Teile des Thallus neue Triebe entfalten, wie z. B. Delesseria und andere Florideen, doch ist darüber wenig mitgeteilt.

Daß bei allen solchen Umsetzungen Enzyme mitwirken, wird niemanden überraschen. DAVIS hat in erster Linie diese Frage behandelt, natürlich nicht ganz ohne Vorgänger. Er wies in Ulva Lactuca „Carbohydrasen“ nach, welche Stärke, Dextrin und Glykogen umsetzen. SJÖBERG fand in Ulothrix, Cladophora, und Spirogyra „Amylase“. Der Gehalt der Algen an dieser wurde bei Kultur auf Stärkelösungen gesteigert, er nahm aber ganz erheblich ab, wenn die genannten Chlorophyceen auf Rohrzucker, Maltose usw. gezogen wurden. SJÖBERG wies auch „Saccharase“ in jenen Algen nach, auch sie nahm zu, wenn Rohrzucker in den Kulturmedien ausreichend geboten war.

Diastatische Enzyme sind in erheblichem Umfange bei den Florideen zu finden, schon BARTHOLOMEW hatte das angegeben (S. 203). DAVIS findet neue Beispiele. In keinem Fall freilich sind die diastatischen Wirkungen so energisch, wie in den Blättern grüner Blütenpflanzen.

DAVIS beobachtete Stärke-spaltende Enzyme bei den Laminarien, konnte sie aber bei Fucus, Ascophyllum und Mesogloea nicht finden. Ebensowenig konnten in den Algen Enzyme nachgewiesen werden, welche Cellulose und Hemicellulose spalten, wohl ein Zeichen dafür, daß die oft gewaltigen Schleimmassen in den Geweben für den Ernährungsstoffwechsel nicht in Frage kommen, was ja auch aus ihrer ganzen Entstehung und Anordnung zu schließen ist.

Proteolytische Enzyme fehlen wohl kaum jemals bei den Algen, selbst Gelatine wird durch Scenedesmus, Chlorosphaera u. a. verflüssigt. Schon TEODORESCO hatte die Nukleasen erwähnt, welche das Nuklein in Phosphorsäure und Pyridinbasen spalten.

Lipase fehlt auch nicht, ebensowenig Katalase und manches andere. Alle Einzelheiten zu erzählen, ist unmöglich [HAMPTON und BAAS-BECKING].

Die Algen, zumal die derberen, bilden naturgemäß auf Grund ihres Gehaltes an Reservesubstanzen, wohl auch wegen des Kohlehydratgehaltes ihrer Zellwände, ein geeignetes Nährmaterial für Tiere aller Art, man braucht sich nur einmal die zerfressenen Sprosse von Fucus bzw. Ascophyllum in den nordischen Meeren anzusehen oder in Neapel die Fische zu betrachten, welche die Ulven wie Gemüse verzehren. Danach ist natürlich die Frage aufgetaucht, ob Algen auch für den Menschen und für Landtiere verwendbar seien. Im Kriege sind durch BECKMANN u. a. bezüglich der letzteren einige Erfolge erzielt. Im einzelnen soll darüber nicht berichtet werden, auch nicht über die technische Verwendung, die ja meist auf der Verwertung der quellenden Membranen beruht. Ich

verweise auf die chemischen und technologischen Handbücher und erwähne die Arbeiten von BETTELS, LOLLER, KÖNIG und BETTELS, PERROT, COTTON, SAUVAGEAU, SAIKI, SETCHELL, die mir in die Hand gekommen sind, es gibt noch mehr, die ich nicht erreichen konnte, z. B. MATSUI.

## 6. Die Atmung.

Genau wie die Photosynthese zeigt auch die Dissimilation der Algen keine grundsätzlichen Unterschiede von dem gleichen Vorgange bei den höheren Pflanzen. Im einzelnen ist aber doch manches zu berichten.

Die Intensität der Atmung wurde von GARREAU, BONNIER und MANGIN, KOLKWITZ, KYLIN, HEDWIG LOVÉN, KNIEP, HARDER, PANTANELLI u. a. bestimmt. Die erstgenannten Forscher untersuchten die Algen in feuchter Atmosphäre, die letzten dagegen prüften den Wechsel des O- und auch des $CO_2$-Gehaltes von Wasser, in welchem die Algen, luftdicht abgeschlossen, eine bestimmte Zeit verweilt hatten. Diese Versuche sind natürlich vorzuziehen.

Aus HARDERS zahlreichen Bestimmungen ist zu entnehmen, daß die Atmungsenergie bei verschiedenen Algen doch recht verschieden ist. Auf ein Gramm Trockengewicht lieferten:

| | |
|---|---|
| Scytosiphon lomentarius . . . . | 0,049 ccm $O_2$ |
| Ulva Lactuca . . . . . . . . . . | 0,025 „ „ |
| Cladophora arcta . . . . . . . | 0,015 „ „ |
| Chorda tomentosa . . . . . . . | 0,010 „ „ |
| Fucus vesiculosus . . . . . . . | 0,005 „ „ |
| Laminaria digitata . . . . . . . | 0,003 „ „ |
| Chondrus crispus . . . . . . . | 0,006 „ „ |
| Ascophyllum nodosum . . . . . | 0,002 „ „ |

Im allgemeinen atmen die Arten mit derbem, fleischigem Gewebe (Fucaceen, Laminarien, Knorpel-Florideen) weniger als die fein zerteilten. Doch wird die Regel mehrfach durchbrochen, z. B. Chorda tomentosa hat trotz der zahlreichen Fäden, die ihre Achsen bedecken (**2**, 125), eine geringe Atmungsenergie. Verständlich ist es, wenn Algen mit großer Oberfläche und geringem Gewicht der Flächeneinheit (Ulva u. a.) stark atmen. Aber auch hier macht Porphyra gleich eine Ausnahme. Eine Erklärung für alles das ist einstweilen kaum zu geben, auch ist nicht ersichtlich, weshalb HARDER ganz andere und um das Doppelte bis Vielfache höhere Werte erhielt als KNIEP. Die beiden Forscher mögen Material von ganz verschiedener Wachstumsenergie zu verschiedenen Jahreszeiten vor sich gehabt haben; aber ob das allein genüge, um die Unterschiede verständlich zu machen, ist mir nicht so ganz klar; es wird wohl noch umfassenderer Untersuchungen bedürfen. Diese hätten auch das zu berücksichtigen, was über den Atmungskoeffizienten und über die intramolekulare Atmung bekannt geworden ist.

Schon LOVÉN hatte angegeben, daß bei den Meeresalgen der Koeffizient $\frac{CO^2}{O_2}$ annähernd = 1 sei. KNIEP und HARDER bestätigten das. In KNIEPS Versuchen schwankte er bei

Fucus serratus zwischen 0,881 und 1,012,
Ulva Lactuca zeigte 0,946,
Gigartina „ 0,975.

HARDER fand für:
Fucus vesiculosus 0,928—0,991,
Polysiphonia 0,998.

Demgegenüber geben BONNIER und MANGIN, PALLADIN, KYLIN u. a. Zahlen, die meist erheblich unter 1 liegen. Ihre Versuchsanstellung war eine weniger günstige (s. oben). Nimmt man KNIEPs und HARDERS Werte als richtig an, so darf man mit ihnen schließen, daß Kohlehydrate verarbeitet werden, diese sind ja in allen Algengruppen zugegen, wie wir oben (S. 201) gezeigt haben. PANTANELLI fand zwar keine reduzierenden Zucker bei grünen und roten Algen, dagegen nahmen andere Kohlehydrate (lösliche und unlösliche Hexosane) in seinen Atmungsversuchen mit jenen Meeresalgen erheblich ab.

Nach diesem Forscher ist nun der Atmungskoeffizient ganz auffallend verschieden, je nach dem Vorrat an Assimilaten, die eine Alge beherbergt; z. B. war bei stärkereicher Ulva Lactuca $\frac{CO_2}{O_2} = 6{,}09$, während stärkearme nur $\frac{CO_2}{O_2} = 1{,}22$ ergab.

In diese Versuche spielt bereits die intramolekulare Atmung hinein und trübt vielleicht die Erkenntnis. Schon LOVÉN betont, es gäbe Zeiten, in welchen die Algen viel mehr $CO_2$ ausgeben als der aufgenommenen Sauerstoffmenge entspricht; Algen des Meeres können auch die letzten Spuren von O dem umgebenden Medium entreißen und auch nach völligem Schwinden des O immer noch bedeutende Mengen von $CO_2$ produzieren. Die Fähigkeit zu normaler Atmung geht damit nicht verloren, bei O-Zufuhr beginnt letztere von neuem. Hier setzt die Arbeit von PANTANELLI ein. Er fand den Atmungskoeffizienten:
bei Ulva . . . nach 3 St. = 0,91, nach 12 St. = 1,73, nach 24 St. = 4,27,
„ Gracilaria „ 3 „ = 0,86. „ 12 „ = 1,68, „ 14 „ = 3,75.

Der Forscher verwandte abweichend von den übrigen ziemlich kleine Wassermengen, Alge und Wasser verhielten sich wie 1 : 10, während in anderen Versuchen das hundertfache Quantum an Flüssigkeit angewandt wurde. So trat im letzteren Fall (bei LOVÉN, KNIEP, HARDER) kein O-Mangel ein. Bei PANTANELLI aber war das rasch der Fall, und so mußte bald ein Umschlagen der normalen in die intramolekulare Atmung eintreten. Diesem Umstande wird man es auch zuschreiben müssen, wenn PANTANELLI den Atmungskoeffizienten bei Ulva Lactuca so hoch emporsteigen sah, wie oben angegeben.

Auch Süßwasser- und Luftalgen zeigen intramolekulare Atmung, CHARPENTIER wies nach, daß sein Cystococcus bei O-Zufuhr Spuren, bei O-Abschluß erhebliche Quantitäten von Alkohol bildet, besonders dann, wenn er mit Glykose ernährt wird. PALLADIN beobachtete bei Chlorothecium ein rasches Sinken, aber keine völlige Sistierung der $CO_2$-Produktion, wenn O fehlte. Die Kohlensäurebildung war in Raffinose und Mannit recht gering, besser in Glykose und Saccharose. Wurde den von PALLADIN kultivierten Arten von neuem Sauerstoff zugeführt, dann steigerte sich die Kohlensäurebildung ungemein rasch, ging für eine kurze Zeit weit über das normale Maß hinaus, um ebenso schnell wieder auf dieses zu sinken. So z. B. fand L. PETRASCHEVSKY, welche PALLADINs Versuche ergänzte, daß eine Raffinosekultur des Chlorotheciums, welche zeitweilig in Wasserstoffatmosphäre verweilt hatte, die folgenden Atmungskoeffizienten zeigte, als sie wieder mit O in Berüh-

rung kam. Nach 3 Stunden war $\frac{CO_2}{O_2} = 0,83$, nach 9 Stunden $= 2,5$, nach 15 Stunden wieder $= 0,81$. Freilich gaben nicht alle Nährstoffe dieses Resultat, z. B. fielen die Versuche mit Mannit anders aus.

PANTANELLI machte eine Anzahl von Versuchen mit größeren Wassermengen, ähnlich wie LOVÉN u. a. Hier stand den Algen der Sauerstoff reichlicher zur Verfügung, und nun ergab sich eine Steigerung des O-Verbrauches, während die $CO_2$-Abgabe ungefähr dieselbe blieb. Damit sinkt natürlich der Koeffizient $\frac{CO_2}{O_2}$ und nähert sich den Zahlen von KNIEP, HARDER u. a.

Mit PANTANELLI könnte man aus jenen Versuchen schließen, daß zwischen der Aufnahme des $O_2$ und der Abgabe von $CO_2$ nur „lockere Beziehungen" gegeben seien. Dafür spricht auch ein Versuch PANTANELLIS, in welchem dem Kulturwasser Chloroform zugesetzt wurde. Es wird nach dieser Behandlung der Algen die $CO_2$-Produktion mindestens auf die Hälfte herabgesetzt, der Sauerstoffverbrauch aber erscheint meistens kaum verringert, ja er wird nicht selten ein wenig gesteigert. Ein volles Verständnis ist damit natürlich noch nicht gewonnen, und kann auch nur erreicht werden, wenn die Beziehungen der normalen zur intramolekularen Atmung vergleichend für alle Pflanzen klargestellt sind.

MERGET meinte, die untergetauchten Wasserpflanzen würden von dem umgebenden Medium nicht direkt berührt, sie seien vielmehr durch eine Luftschicht von diesem getrennt. Dann würde sich ihr Gasaustausch genau so vollziehen wie bei den Luftpflanzen, zumal bei den Luftalgen, Pilzen usw. Die Sache wird nicht wahrscheinlicher durch die Angaben von WIESNER und MOLISCH, wonach Gase als solche den Thallus von Ulva nicht passieren können. Es ist auch ziemlich klar, daß die Gase von den Algen im gelösten Zustande aufgenommen werden und von Zelle zu Zelle weiter diffundieren, genau wie die gelösten Salze. Ein solcher Transport geht leicht vonstatten, zeigten doch WIESNER und MOLISCH, daß die imbibierten Zellhäute von Ulva latissima besonders schnell passiert werden.

So bedarf denn auch die Aufnahme von Sauerstoff in die Zellen der fädigen und fein zerteilten Algen keiner weiteren Erörterung, wir brauchen nur noch an die Feststellung von DEVAUX zu erinnern, dessen Darlegungen überhaupt wertvoll sind, wonach die Gase eine Zellwand genau so leicht passieren wie eine Wasserlamelle.

Damit ist aber auch gesagt, daß die zahlreichen Algen mit dickem Knorpelgewebe, wie Laminaria, Fucus, Chondrus, Gigartina und viele andere, dem Verständnis keine Schwierigkeiten bieten. Die Gallertmassen in ihnen dürften der Gasbewegung kein wesentliches Hindernis in den Weg legen, und wenn Hemmungen gegeben wären, würden sie wohl durch den offenbar trägen Stoffwechsel der Algen ausgeglichen. Wir sahen schon oben, daß die Enzyme der Algen langsamer arbeiten als diejenigen in den grünen Blättern. KNIEP wies auch auf diese Erscheinung hin, und HARDER erinnert daran, daß in seinen Versuchen Süßwasser-Chladophoren 0,010 ccm $O_2$ produzierten, während andere Arten dieser Gattung aus dem Meer unter den gleichen Voraussetzungen nur 0,0012 ccm Sauerstoff lieferten. Die eingangs (S. 208) gegebenen Tabellen zeigen auch deutlich, daß die dicken knorpeligen Algen in der Sauerstoffproduktion weit hinter anderen zurückstehen.

Alles, was wir aus HEDWIG LOVÉNS und PANTANELLIS Untersuchungen oben erzählten, weist auf eine starke Befähigung zur Anaërobiose bei zahlreichen Algen hin. Selbst wenn also die Versorgung der inneren Gewebemassen eines dicken Laminaria-Stieles mit Sauerstoff einmal gehemmt, oder wenn bei Fucus, Chondrus u. a. die Zuleitung verlangsamt ist, wird die gesamte Pflanze kaum gestört werden.

Schon im umgebenden Wasser kann der Sauerstoff fehlen, und auch das ficht viele Algen nicht an. In Häfen und Flußmündungen, in Tümpeln, Hanflöchern, ruhigen Buchten der Landseen, zumal auf deren Grunde, in den „Kolken“ der Meere usw. wird der Sauerstoff durch die in der Zersetzung organischer Materie tätigen Mikroorganismen verbraucht oder verdrängt (s. auch unter „Bilanz“). Trotzdem leben hier Algen, weil sie intramolekular atmen können. Das Extrem in dieser Richtung dürften die Characeen sein, von welchen wir auch an anderer Stelle noch sprechen müssen.

KÜHNE, der auch die älteren Autoren würdigt, konnte feststellen, daß gewisse Nitellen über einen Monat im Dunkeln und ohne Sauerstoff am Leben bleiben. RITTER konnte zwar nicht für alle Arten der Gattung die Sache bestätigen, fand aber doch auch, daß manche Arten so und soviel Tage anaërobiontisch zu existieren vermögen.

BEIJERINCK zeigte dann, daß auch Chlorosphaera limicola zu gleicher Lebensweise sehr wohl befähigt ist.

Es ist nun freilich zu unterscheiden zwischen der Fähigkeit zu intramolekularer Atmung und zum Wachstum. Cystococcus (CHARPENTIER), Chlorothecium (PALLADIN), besonders aber die farblose Nitschia putrida (RICHTER), wachsen nicht oder nur unvollkommen, wenn man sie im O-freien Raum kultiviert, aber die Zellen, welchen der Sauerstoff entzogen wurde, leben lange Zeit weiter. Die Nitellen aber scheinen mir auch ohne Sauerstoff wachstumsfähig zu sein.

Die gewaltigen Lufträume, welche bei Sumpf- und Wasserpflanzen die Gewebe durchsetzen, um den Sauerstoffbedarf unabhängig von dem im Wasser gelösten $O_2$ zu decken, legen die Frage nahe, ob bei den Algen ähnliches vorhanden sei. Die Antwort muß im wesentlichen verneinend ausfallen. Die Hohlräume der Enteromorphen, des Asperococcus, Scytosiphon, der Chorda u. a., dienen ebenso wie die lokalisierten Blasen der Fucaceen, Laminariaceen usw. unverkennbar in erster Linie anderen Zwecken. Gewiß kann bei Chorda, Scytosiphon, Asperococcus u. a. an eine Luftleitung durch die ganze Länge des Thallus gedacht werden, bei den Fucaceen aber ist eine solche ebenso ausgeschlossen wie bei den Laminariaceen, und es wäre wohl ein ungewöhnlicher Gedanke, wollte man den Stamm der Macrocystis aus den Blasen der sogenannten Blätter mit Sauerstoff versorgen lassen. Möglich ist doch wohl nur eine gleichsam lokale Wechselwirkung zwischen der Blasenwand und dem Hohlraum, den sie umgibt.

Die in diesem enthaltenen Gase schwanken naturgemäß je nach den Leistungen, welche die umgebenden Gewebe vollführt haben, d. h. nach Atmungs- und Assimilationsenergie, nach Temperatur usw. Die Angaben auf Grund von Experimenten fließen freilich recht spärlich. Vielfach finden sich die Gase annähernd in dem Verhältnis, in welchem sie im Wasser gelöst sind. Wenn z. B. WILLE bei Fucus vesiculosus und Ozothallia nodosa 37% Sauerstoff fand, so ist die Abweichung von dem Gehalt des Wassers an Gasen nicht groß. $CO_2$ freilich wurde völlig vermißt. Eine erhebliche Steigerung des Gasgehaltes und des Druckes

überhaupt ist in den Hohlräumen von Formen zu verzeichnen, welche in sehr tiefem Wasser leben. Nach BERTHOLD platzten Exemplare von Asperococcus und Stictyosiphon, als sie mit dem Schleppnetz aus größeren Tiefen heraufgeholt wurden. Im Gegensatz dazu fand FRYE in den Blasen von Nereocystis einen Unterdruck, der um 77 mm geringer war als derjenige der Atmosphäre. Außerdem wurde der Druck nachts geringer, als er am Tage gewesen war. Das kommt wohl auf Rechnung der Temperatur. ZELLER und NEIKIRK finden verhältnismäßig wenig Sauerstoff in den Blasen von Nereocystis, sie geben an, daß 87% des Gases aus Stickstoff, und nur 13% aus Sauerstoff bestehen. Der $O_2$-Gehalt schwankt etwas bei Tag und bei Nacht, noch mehr variiert die Kohlensäure. Für die Nacht ergaben sich 2,5%, für den Tag nur 0,3%. LANGDON und GAILY konnten das letztere nicht bestätigen, dagegen fanden sie Kohlenoxyd (CO) in nicht unbeträchtlicher Menge bei dem gleichen Tang. Sie sprechen dasselbe als ein Produkt der Atmung an. Unzureichender Sauerstoffvorrat mag die Ursache für das Auftreten dieses Gases sein, das im übrigen wohl weiterer Klärung bedarf.

---

## Literatur.

ADJAROF, M., Recherches expérimentales sur la physiologie de quelques Algues vertes. Univ. de Genève Inst. bot. 6. sér. **7**, 104.

ANDREESEN, ALFR., Beiträge zur Kenntnis der Physiologie der Desmidiaceen. Flora 1909. **99**, 373.

—, H., Beiträge zur Physiologie von Scenedesmus acutus. Diss. Kiel 1913.

ARBER, E. A. N., On the effect of nitrates on the carbon-assimilation of marine Algae. Ann. of bot. 1901. **15**, 669.

ARTARI, A., Über die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluß der Bedingungen der $CO_2$-Assimilation. Bull. de la coc. imp. des naturalistes de Moscou. 1899. 39.

—, Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19**, 7.

—, Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. Das. 1902. **20**, 172.

—, Über die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen. Das. 1902. **20**, 201.

—, Einfluß der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. I. Pringsh. Jahrb. 1904. **40**, 593.

—, Zur Physiologie der Chlamydomonaden. Versuche und Beobachtungen an Chlamydomonas Ehrenbergii Gorosch. und verwandten Formen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913. **52**, 410.

—, Zur Physiologie der Chlamydomonaden. II. Einige neue Versuche und Beobachtungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. **53**, 527.

BARTHOLMEW, E. T., Concerning the presence of diastase in certain red Algae. The bot. gaz. 1914. **57**, 136.

BECKMANN, Die praktische Bedeutung der Fucus- und Laminaria-Arten. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1915. S. 645.

— u. BARK, E., Seetang als Ergänzungsfuttermittel. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1916. S. 1009.

BEIJERINCK, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. **48**, 725.

—, Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. I. 1893. **13**, 368.

—. Notiz über Pleurococcus vulgaris. Bakt. Zentralbl. II. **4**, 785.

—, Das Assimilationsprodukt der Kohlensäure in den Chromatophoren der Diatomeen. Rec. des trav. bot. Neerland 1904. **1.**

—, Chlorella variegata, ein bunter Mikrobe. Rec. trav. bot. Neerland 1904. **1**, 14.

BELZUNG, E., Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. sc. nat. bot. 7. sér. **5**, S. 179.

—, Remarques rétrospectives sur les corps bleuissants et leur classification. Journ. de bot. 1892. S. 456.

BENECKE, W., Über die Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898. **56**, 83.
—, Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Das. 1903. **61**, 79.
—, Über die Giftwirkung verschiedener Salze auf Spirogyra und ihre Entgiftung durch Kalziumsalze. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 322.
—, u. KEUTNER, J., Über stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **21**, 333.
BERTHOLD, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13**, 690.
—, Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. S. 57.
BETTELS, Die Kohlehydrate der Meeresalgen und daraus hergestellte Erzeugnisse. Diss. Münster 1905.
BINEAU, A., Observations sur l'absorption de l'ammoniaque et des azotates par les végétations cryptogamiques. Ann. de chimie et de phys. 1856. 3 sér. **46**, 60.
BIALOSUKNIA, WITOLD, Recherches physiologiques sur une Algue, le Diplosphaera Chodati. Bull. soc. bot. de Genève 1911. 2 sér. **3**, 13.
BOHLIN, KNUT, Studier ofver några Slägten af Alggruppen Confervales Borzi. Bihang til kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 1897. **23**, 3.
BOKORNY, TH., Über Stärkebildung aus verschiedenen Stoffen. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6**, 46.
—, Einige Versuche über die Abnahme des Wassers an organischer Substanz durch Algenvegetation. Arch. f. Hygiene 1892. **14**, 202.
—, Über den Einfluß des Kalziums und des Magnesiums auf die Ausbildung der Zellorgane. Bot. Zentralbl. 1895. **62**, 1.
—, Einige Versuche über die Stickstoffernährung grüner Pflanzen. Chemiker-Ztg. 1896. S. 53.
—, Über die organische Ernährung grüner Pflanzen und ihre Bedeutung in der Natur. Biolog. Zentralbl. 1897. **17**, 1.
—, Nochmals über die Wirkung stark verdünnter Lösungen auf lebende Zellen. Arch. f. d. ges. Physiologie (Pflüger) 1905. **110**, 174.
—, Einwirkung einiger basischer Stoffe auf Keimpflanzen. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde II. 1912. **32**, 587.
—, Chemisch-physiologische Mitteilungen. Arch. f. d. ges. Physiologie (Pflüger). 1915. **163**, 27.
—, Zur Kenntnis der physiologischen Fähigkeiten der Algengattung Spirogyra und einiger anderer Algen. Vergleich mit Pilzen. Hedwigia 1918. **59**, 340.
BORESCH, K., Die Färbung der Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. **52**, 145.
—, Die komplementäre chromatische Adaptation. Arch. f. Protistenk. 1921. **44**, 1.
—, Über die Pigmente der Alge Palmellococcus miniatus usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 288.
BORODIN, Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung von Vaucheria sessilis. Bot. Ztg. 1878. **36**, 497.
BOUILHAC, R., Sur la fixation de l'azote atmosphérique par l'association des algues et des bactéries. Compt. rend. 1896. **123**, 828.
—, Influence du méthylal sur la végétation de quelques Algues d'eau douce. Das. 1901. **133**, 751.
—, Influence de l'aldéhyde formique sur la végétation de quelques Algues d'eau douce. Das. **135**, 1369.
—, Sur la végétation du Nostoc punctiforme en présence de différents hydrates de carbone. Das. 1901. **133**, 55.
BOUNIER, G. et MANGIN, L., Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. Ann. sc. nat. 1884. 6. sér. Bot. **19**, 249.
BOURGET, P., Sur l'absorption de l'iode par les végétaux. Comptes rend. 1899. **129**, 768.
BUCHANAN u. a., Rep. on the scientific results of the voyage of H. M. S. CHALLENGER. 1884 u. 1889. **1** u. **2**.
BÜTSCHLI, O., Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen Leipzig 1890.
—, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.
—, Notiz über die sog. Florideen-Stärke. Verh. d. naturf.-med. Ver. Heidelberg. 1903. N. F. **7**, 519.
CHARPENTIER, P. G., Recherches sur la physiologie d'une Algue verte. Ann. Inst. Pasteur. **17**, 369.
—, Alimentation azotée d'une Algue; le Cystococcus humicola. Das. **17**, 321.
CHATIN, A., Über das Vorkommen von Jod in Süßwasserpflanzen. Ann. d. Chemie und Pharmacie. 1850. **75**, 61.
CHICK, H., A study of a unicellular green Alga occuring in polluted water, with especial reference to its nitrogenous metabolism. Proc. roy. soc. 1903. **71**, 458.

CHIEN, S. S., Peculiar effects of Barium, Strontium and Cerium on Spirogyra. Bot. Gaz. 1917. **63**, 406.
CHODAT, R., Études de biologie lacustre. Bull. herb. Boiss. 1898. **6**, 65.
—, Monographie d'algues en culture pure. Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz. 1903. **4**.
COHN, F., Fabrikation von Jod und Brom aus Seetang. Jahresber. d. Schles. Ges. für vaterl. Kultur. 1877. S. 142.
COMÈRE, G., De l'action des arseniates sur la végétation des algues. Bull. soc. bot. de France. 1909. **56**, 147.
COMÈRE, J., Du rôle des alcaloides dans la nutrition des algues. Bull. soc. bot. de France. 1910. S. 277.
CRATO, E., Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Bot. Ztg. 1893. S. 157.
—, Über die HANSTEENschen Fucosankörner. Ber. d. d. bot. Ges. 1893. **9**, 235.
—, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. COHNS Beitr. 1896. **7**, 407.
DANGEARD, P. A., Sur les propriétés photographiques du Chlorella vulgaris. Compt. rend. 1909. **49**, 797.
—, Le genre Chlorella et la fonction chlorophyllienne. Bull. soc. bot de France. 1909. **56**, 368 und 503.
—, Sur la détermination des rayons actifs dans la synthèso chlorophyllienne. Compt. rend. 1911. **152**, 277.
—, Le Spectrogramme de croissance d'une Diatomée. Bull. soc. bot. de France. 1911. **58**, 373.
—, Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. Compt. rend acad. Soc. Paris 1921. **172**, 254.
DAVIS, A. R., Enzyme action in the marine algae. Ann. Missouri bot. Gard. 1915. **2**, 771.
DRECHSEL, OTTO, Zur Kenntnis der sog. oligodynamischen Erscheinungen. Ein Beitrag zur Physiologie der Giftwirkung. Zentralbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infekt.-Krankh. 1921. **53**, 2. Abt. 288.
DUGGAR, B. M., The Relation of certain marine Algae to various salt-solutions. Transact. of the acad. of sc. of St. Louis. 1906. **16**, 473.
— and DAVIS, A. R., Enzyme action in Fucus vesiculosus. Ann. Missouri bot. Gard. 1914. **1**, 419.
ENGELMANN, TH. W., Über die Assimilation von Haematococcus. Bot. Ztg. 1882. **40**, 663.
—, Sauerstoffausscheidung im Mikrospektrum. Das. 1882. **40**, 419.
—, Farbe und Assimilation. Das. 1883. **41**, 1.
—, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Das. 1884. **42**, 81.
ERNST, A., Siphoneenstudien. IV. Flora. 1904. **93**, 13.
—, Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. Flora. 1904. **93**, 514.
ERRERA, L., Glycogène et Paraglycogène chez les végétaux. Brüssel 1905.
ESCHLE, Über den Jodgehalt einiger Algen-Arten. Zeitschr. f. physiol. Chem. 1897. **23**, 23.
FAMINTZIN, A., Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. Mélanges biologiques de St. Pétersbourg. 1867. **6**, 277.
FEITEL, R., Beiträge zur Kenntnis der denitrifizierenden Meeresbakterien. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1903 **7**.
FLEISSIG, P., Über die physiologische Bedeutung der ölartigen Einschlüsse in der Vaucheria. Diss. Basel. 1900.
FLÜCKIGER, F. A., Nachweisung des Jods in Laminaria. Arch. d. Pharm. 1887. S. 519.
FOCKE, G. W., Physiologische Studien. Bremen 1854. **2**.
FOREL, Le Léman. **2**, 575.
FOSTER, G. L., Indications regarding the source of combined nitrogen for Ulva Lactuca. Ann. Missouri bot. Gard. 1914. **1**, 229.
FRANK, A. B., Über die stickstoffbindenden Algen des Ackerbodens. Tagebl. d. 61. Vers. d. Naturf. u. Ärzte in Köln. 1888. S. 43.
—, Über den Nachweis der Assimilation freien Stickstoffes durch erdbewohnende Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1889. **7**, 34.
—, Die Assimilation des freien Stickstoffes durch die Pflanze. Bot. Ztg. 1893. **51**, 139.
—, TH., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Das. 1904. **62**.
FRYE, T. C., Gas presure in Nereocystis. Puget sound marine stat. publ. 1916. **1**, 85.
GAIDUKOV, N., Über die Ernährung der Chromulina Rosanoffi. Hedwigia 1900. **34**, (139).
—, Über die Eisenalge Conferva und die Eisenorganismen des Süßwassers im allgemeinen. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 250.

GALEOTTI, G., Über die Wirkung kolloidaler und elektrolytisch dissoziierter Metallösungen auf die Zellen. Biol. Zentralbl. 1901. **21,** 321.

GARREAU, De la respiration chez les Plantes. Ann. d. sc. nat. 1851. 3. sér. Bot. **15,** 17.

GAUTIER, A., Examen de l'eau de mer puisée à différentes profondeurs. Variations de ses composés iodés. Compt. rend. 1899. **129,** 9.

—, L'iode dans l'eau de mer. Das. 1899. **128,** 1069.

—, Présence de l'iode en proportions notables dans tous les végétaux à chlorophylle de la classe des algues et dans les sulfuraires. Das. 1899. **129,** 191.

GERNECK, Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. **21**[2].

GICKLHORN, J., Photodynamisch wirksame Farbstofflösungen. Sitz-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. 1914. **123**[1], 1221.

GÖDECHENS, Analyse der Asche einiger Fucus-Arten. Ann. d. Chemie u. Pharmazie v. WÖHLER und LIEBIG. 1845. **54,** 350.

GOLENKIN, Algologische Notizen. Bull. de la soc. impér. d. naturalistes à Moscou. 1894. S. 258.

GOTTLIEB, J., Über eine neue mit Stärkemehl isomere Substanz. Ann. d. Chemie u. Pharmazie. 1851. **75.**

GRINTZESCO, J., Recherches experiment. sur la morphologie et la physiologie de Scenedesmus acutus Meyen. Bull. Herb. Boiss. 1902. 2. sér. **2,** 219.

—, Chorella vulgaris Beijer. Revue gén. de bot. 1903. **15,** 1.

GROSSMANN, EMANUEL, Zellvermehrung und Koloniebildung bei einigen Scenedesmaceen. Diss. Basel 1920, auch in Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1921. **9.**

HAMPTON, H. C. and BAAS-BECKING, L. G. M., The kinetics of the action of catalase extract from marine algae, with a note on oxidase. Journ. Gen. Phys. 1919. **2,** 635.

HANSEN, A., Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. 1893. **11,** 255.

HANSON, E. R., Observations on Phykoerythrin, the red pigment of deep water Algae. New Phytologist. 1909. **8,** 337.

HANSTEEN, B., Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. Pringsh. Jahrb. 1892. **24,** 317.

—, Über das Fucosan als erstes scheinbares Produkt der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. Das. 1900. **35,** 611.

HARDER, R., Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot. (Festband). 1915. **56,** 254.

—, Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9,** 145.

—, Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen. Zeitschr. f. Bot. 1923. **15.**

HARTLEB, R., Versuche über die Ernährung grüner Pflanzen mit Methylalkohol, Weinsäure, Apfelsäure und Zitronensäure. Diss. Erlangen. 1895.

HARVEY, H. W., The action of poisons upon Chlamydomonas and other vegetable Cells. Ann. of Bot. 1909. **23,** 181.

HOAGLAND, D. R., Organic constituents of pacific coast Kelps. Journ. agr. Res. 1915. **4,** 39.

— and LIEB, L. L., The complex carbohydrates and forms of sulphur in marine algae of the pacific coast. Journ. biol. chem. 1915. **23,** 287.

HOYT, W. D., Some toxic and antitoxic effects in cultures of Spirogyra. Bull. Torrey bot. club. 1913. **40,** 333.

—, Some effects of colloidal metals on Spirogyra. Bot. Gaz. 1914. **57,** 193.

HÜFNER, G., Über die Farbe des Wassers. Archiv f. Anat. u. Physiol. von DU BOIS-REYMOND, Physiol. Abt. 1891. S. 88.

—, Über die Geschwindigkeiten, mit denen sich die atmosphärischen Gase im Wasser verbreiten und über die biologische Bedeutung zweier von diesen Größen. Arch. f. Physiol. 1897. S. 112.

HUNGER, F. W. T., Über das Assimilationsprodukt der Dictyotaceen. Pringsh. Jahrb. 1902. **38,** 70.

JACOBSEN, Wasseruntersuchungen. Ergebnisse der Untersuchungsfahrten S. M. Knbt. „Drache" in der Nordsee. Berlin 1886.

JACOBY, M., Über den Formaldehyd als Übergangsstufe zwischen der eigentlichen Assimilation und der Kohlehydratbildung in der Pflanze. Biochem. Zeitschr. 1919. **101,** 1.

JOST, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. Jena 1913.

KARSTEN, G., Über farblose Diatomeen. Flora. **89,** 404.

KHAWKINE, W., Recherches biologiques sur l'Astasia ocellata et l'Euglena viridis. Ann. des sc. nat. zool. 1885. 6. sér. **19.** 1886. 7. sér. **1,** 319.

Klebs, G., Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen. 1883. **1**, 239.
—, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5**, 181.
—, Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
Klein, J., Die Kristalloide der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13**, 23.
Knauthe, K., Kreislauf der Gase in unseren Gewässern. Biol. Zentralbl. 1898. **18**, 785. Gasgehalt der Gewässer im Winter. Das. 1899. **19**, 783.
Kniep, H., Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. 1914. **7**, 1.
—, Über die allgemeinen Ernährungsbedingungen im Meere. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg. 1917.
Koch, L., Untersuchungen über die bisher für Öl oder Phloroglucin gehaltenen Inhaltskörper der Fucaceen. Diss. Rostock. 1896.
— A. und Kossowitsch, Über die Assimilation von freiem Stickstoff durch Algen. Bot. Ztg. 1893. S. 321.
Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
—, Die assimilatorische Energie des blauen Lichtes. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 361.
Kolkwitz, R., Beitr. z. Biologie der Florideen. Wiss. Meeresunters. 1900. N. F. **4**. Abt. Helgoland.
Koorders, S. H., Notiz über die dysphotische Flora eines Süßwassersees in Java. Natuurk. Tijdschrift voor Nederl. Indie. 1902. ser. 3. **5**, 119.
Kossowitsch, P., Untersuchungen über die Frage, ob die Algen freien Stickstoff assimilieren. Bot. Ztg. 1894. **52**, 97.
Koster, W. J., The Comparative Resistance of Different Species of Euglenidae to Citric Acid. Ohio Journ. Sc. 1921. **21**, 267.
Kraus, G., Einige Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Pringsh. Jahrb. 1869/70. **7**, 511.
Krüger, W., Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Laubbäume. Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen von W. Zopf. 1894. **4**, 69.
— und Schneidewind, Sind niedere chlorophyllgrüne Algen imstande, den freien Stickstoff der Atmosphäre zu assimilieren und den Boden an Stickstoff zu bereichern? Landw. Jahrb. 1900. **29**, 771.
Kühne, W., Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. II. Verhalten des Protoplasmas in Gegenwart von Chlorophyll. Zeitschr. f. Biologie. 1898. **36**. N. F. **18**, 1. Hier auch ältere Literatur.
Küster, E., Über Derbesia und Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 77.
Kufferath, H., Contribution à la physiologie d'une Protococcacée nouvelle, Chlorella luteo-viridis Chodat, nov. sp. var. lutescens Chodat, nov. var. (Rec. inst. bot. Brux. 1913. **9**, 113.
Kylin, H., Einige Versuche über die Atmung der Meeresalgen. Arkiv f. Bot. 1911. **11**.
—, Über die Inhaltskörper der Fucoideen. Arkif. f. Bot. 1912. **11**, Nr. 5.
—, Über die Inhaltskörper der Florideen. Ebenda.
—, Zur Biochemie der Meeresalgen. Zeitschr. f. physiol. Chemie (Hoppe-Seyler). 1913. **83**, 171.
—, Untersuchungen über die Biochemie der Meeresalgen. Das. 1915. **94**, 337.
—, Über die Blasenzellen einiger Florideen und ihre Beziehung zur Abspaltung von Jod. Arkif f. Bot. 1915. **14**.
—, Weitere Beiträge zur Biochemie der Meeresalgen. Zeitschr. f. physiol. Chemie (Hoppe-Seyler). 1918. **101**, 236.
—, Über die Fucosanblasen der Phaeophyceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 10.
Langdon, S. C., Carbon Monoxide in the Pneumatocyst of Nereocystis. Puget Sound marine Station. 1916. **1**, 237.
— and Gaily, W. R., Carbon monoxide a respiration product of Nereocystis Luetkeana. Bot. Gazette. 1920. **70**, 230.
Leitgeb, H., Die Inkrustation der Membran von Acetabularia. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1887. S. 96.
Lieske, R., Serologische Studien mit einzelligen Grünalgen. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl. 1916.
Limberger, Alfr., Über die Reinkultur der Zoochlorella aus Euspongilla lacustris und Castrada viridis Volz. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1918. **127**, 1.
Linsbauer, K., Notiz über die Säureempfindlichkeit der Euglenen. Österr. bot. Zeitschr. 1915. S. 12.

Livingston, B. E., Chemical stimulation of a green Alga. Bull. Torrey bot. Club. 1905. **32**, 1.

Loew und Bokorny, Chemisch-physiologische Studien über Algen. Journ. f. prakt. Chemie. 1887. **144**, 272.

Loew, O., Über die physiologische Funktion der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. Flora. 1892. S. 368.

—, Über die physiologischen Funktionen der Kalziumsalze. Bot. Zentralbl. 1898. **71**, 257.

— and Aso, R., On physiologically balanced solutions. Bull. coll. of agriculture Tokyo. 1907. **3**, 395.

—, Über die Wirkung von Strontiumsalzen auf Algen. Flora. 1911. N. F. **2**, 96.

—, Zur physiologischen Funktion des Kalziums. Flora. 1913. N. F. **5**, 447.

Lovén, H., Några rön om Algernas anding. Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handl. 1891. **17**[3], Nr. 3.

Lüders, J. E., Beobachtungen über ... Diatomeen. Bot. Ztg. 1862. **20**, 41.

Lutz, L., Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique. Ann. sc. nat. bot. 1898. 8. sér. **7**, 1.

—, Sur l'emploi des substances organiques comme source d'azote pour les végétaux vasculaires et cellulaires. Bull. soc. bot. de France. 1905. **52**, 194.

Maertens, H., Das Wachstum von Blaualgen in mineralischen Nährlösungen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen (Cohn). 1914. **12**, 439.

Mangenot, Documents concernant l'amidon des algues floridées. Compt. rend. soc. biol. Paris. 1921. **84**, 406.

Marcelet, H., L'arsenic et le manganèse dans quelques végétaux marins. Bull. Inst. océanogr. 1913. Nr. 258.

Massart, Jean, Recherches sur les organismes inférieurs VI. Considérations théoretiques sur l'origine polyphyletique des modes d'alimentation etc. Bull. jard. bot. de l'état de Bruxelles 1902/05. S. 325.

Matruchot, L. et Molliard, M., Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif. Rev. gén. bot. **14**, 113.

Matsui, H., Chemical studies in some marine Algae, chief material of „Kanten". Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo. 1916. **5**, 413.

Meinhold, Th., Beitr. zur Physiologie der Diatomeen. Diss. Halle. 1911. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1911. **10**, 353.

Menager, Y. et Laurent, Y., L'iode chez les Laminaires. Compt. rend. Paris. 1921. **173**, 931—932.

Mendrecka, S., Étude sur les algues saprophytes. Bull. soc. bot. de Genève. 1913. **5**, 150.

Mengarini, M. T. und Scala, A., Über die chemische Durchlässigkeit lebender Algen und Protozoenzellen für anorganische Salze und die spezifische Wirkung letzterer. Biochem. Zeitschr. 1909. **17**, 443.

Mereschkowsky, C., Über farblose Pyrenoide und gefärbte Elaeoplasten der Diatomeen. Flora. 1903. **92**, 77.

Merget, A., Sur les échanges gazeux etc. Compt. rend. 1877. **84**, 376 u. 959.

Meyer, Arthur, Zusammensetzung des Zellsaftes von Valonia utricularis. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9**, 77.

—, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.

—, Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg. 1904. **62**, 113.

—, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Jena 1920.

—, H., Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue suisse de zoologie. 1897. **5**, 43.

Migula, W., Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Diss. Breslau. 1889.

Möller, H., Über das Vorkommen der Gerbsäure usw. Mitt. d. naturw. Ver. f. Neu-Vorpommern u. Rügen. 1888. **19**, 3.

Molisch, H., Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena 1892.

—, Die Ernährung der Algen. Süßwasseralgen. I. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. 1895. **104**[1], 783.

—, II. Das. 1896. **105**[1], 663.

Müller, C. und Warburg, O., Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation in grünen Zellen. Ber. über die Tätigkeit der physikal.-techn. Reichsanstalt im Jahre 1920. S. 3.

Murray, S. J., The distribution of organisms in the hydrosphere as affected by varying chemical and physical conditions. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie. 1908. **1**, 10.

— and Irvine, J., Coral reefs and other carbonate of lime formations in modern seas. Nature. 1890.

— and Renard, Report on Deap-Sea Deposits. Challenger-Expedition 1891.

Nadson, G., Stärkebildung aus organischen Substanzen in den chlorophyllführenden Zellen der Pflanzen. (Russ.) Arb. des Petersb. Naturf. Vereins. 1889. Referat. Bot. Zentralbl. 1890. **42**, 48.

Nägeli, C., Sphärokristalle in Acetabularia. Nägelis Bot. Mitt. 1863. **1**, 206.

—, Untersuchungen über Florideen. Zeitschr. f. wiss. Bot., herausgeg. von Nägeli u. Schleiden. **3**, 220.

Nakano, H., Untersuchungen über die Entwicklungs- und Ernährungsphysiologie einiger Chlorophyceen. Journ. Coll. Sc. Imp. Tokyo. 1917. **40**, 214.

Nathansohn, A., Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Pringsh. Jahrb. 1902. **38**, 280.

Noack, Kurt, Untersuchungen über lichtkatalytische Vorgänge von physiologischer Bedeutung. Zeitschr. f. Bot. 1920. **12**, 274.

Noll, F., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. d. Senckenb. Ges. zu Frankfurt. 1890. **15**, 147.

—, Die geformten Proteine im Zellsaft von Derbesia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 312.

Okuda, Y. and Eto, T., On the form of iodine in marine Algae. Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo. 1916. **5**, 341.

Oltmanns, F., Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23**.

Ono, N., Wachstumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize. Journ. coll. sc. imp. Univ. Tokyo. 1900, **13**, 1.

Osterhout, W. J. V., On the importance of physiologically balanced solutions for plants. I. Marine plants. II. Fresh Water and terrestrial plants. Bot. Gaz. 1906. **42**, 127. 1907. **44**, 259.

—, On nutrient and balanced solutions. — The value of sodium to plants by reason of its protective action. Univ. of California publications Botany. 1906. **2**, Nr. 10. 1907. **2**, Nr. 15. 1908. **3**, Nr. 3.

—, Extreme toxicity of sodium chloride and its prevention by other salts. Journ. of Biol. Chemistry. 1908. **1**, Nr. 4 u. 5.

—, The permeability of protoplasma to ions and the theorie of antagonism.

—, Changes in permeability produced by electrolytes. Science. 1912. **35**, 156. **36**, 350.

—, Plants which require Sodium. Bot. Gaz. 1912. **54**, 532.

Palladin, W., Über normale und intramolekulare Atmung der einzelligen Alge Chlorothecium saccharophilum. Bakt. Zentralbl.. 2. Abt. **11**, 146.

Palmer, T. C., Demonstration of absorption of carbon dioxide and of the generation of oxygen by Diatoms. Proc. of the Acad. for the nat. sc. of Philadelphia. 1897 S. 142.

Pampaloni, L., Sopra un singolare modo di comportarsi di un alga, allorche venga coltivata in determinate sostanze nutritizie. Nuovo giorn. bot. Italiano. 1903. **10**, 602.

—, Sul comportamento del Protococcus caldariorum Magnus in varie soluzioni minerali ed organiche. Annali di bot. **2**, 231.

Pantanelli, E., Atmung der Meeresalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 488.

—, Über den Stoffwechsel bei der Atmung von Meeresalgen. Das. 1914. **32**, 547.

Pascher, A., Animalische Ernährung bei Grünalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1915. **33**, 427.

Peklo, J., Über eine manganspeichernde Meeresdiatomee. Österr. bot. Zeitschr. 1909. **59**, 289.

Pennington, M. E., A chemical-physiological study of Spirogyra nitida. Publ. of the Univers. of Pensylvania. New series. No. 2.

Petersen, H. E., Ceramium studies. Bot. Tidskr. 1911. **31**, 97.

Petraschevsky, L., Über Atmungskoeffizienten der einzelligen Alge Chlorothecium saccharophilum. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22**, 323.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Aufl.

Pringsheim, N., Über die Entstehung der Kalkinkrustationen der Süßwasserpflanzen. Pringsh. Jahrb. 1888. **19**, 138.

—. E. G., Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen:
1. Die Kultur von Algen in Agar. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen (Cohn). 1912. **11**, 305.
2. Zur Physiologie der Euglena gracilis. Das. 1913. **12**, 1.
3. Zur Physiologie der Schizophyceen. Das. 1913. **12**, 41.
4. Die Ernährung von Haematococcus pluvialis Flot. Das. 1914. **12**, 413.

—. Zur Physiologie von Polytoma uvella. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 8.

—, Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten (Polytoma, Astasia und Chilomonas). Beitr. z. allg. Bot. 1921. **2**.

Radais, Sur la culture pure d'une algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurité. Compt. rend. 1900. **130**, 793.

Rattray, Evolution of oxygen by sea weeds. Transact. etc. bot. soc. of Edinburgh. 1886. **16**, 245.

Reed, Howard Sprague. The value of certain nutrition elements to the plant Cell. Ann. of Bot. 1907. **21**, 501.
Reichenow, E., Untersuchungen an Haematococcus pluvialis usw. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamt. 1909. **33**, 45.
Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen. I. Mitt. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl. 1906. **115**[1].
—, Über die Notwendigkeit des Natriums für eine farblose Meeresdiatomee. Wiesner-Festschrift. 1908. S. 167.
—, Die Ernährung der Algen. Monogr. u. Abhandl. z. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911. **2**.
Ritter, G., Abhängigkeit der Plasmaströmung und Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora. 1899. **86**, 329.
Rosanoff, Observations sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses algues etc. Mém. de la soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg. 1867. **13**, 145.
Roth, J., Allgemeine und chemische Geologie. Bd. I.
Saiki, T., The digestibility and utilisation of some polysaccharid carbohydrates derived from the lichens and red algae. Journ. biol. chem. 1906. **2**, 251.
Saller, Der Seetang als Industrie-Rohstoff. Prometheus. 1916. **27**, 726.
Salus, O., Oligodynamische Metallwirkungen. Wiener klin. Wochenschr. 1920. **32**, 20.
Sauvageau, Camille, Réflexions sur les analyses chimiques d'algues marines. Rev. gén. d. sciences. 1918.
—, Utilisation des algues marines. Paris 1920.
—, Sur la gélose de quelques algues floridées. Bull. Stat. Biol. d'Arcachon. 1921. S. 1.
— et Moreau, Louis, Sur l'alimentation du cheval par les algues marines. Compt. rend. 1919. **168**, 1257.
Scherffel, A., Notizen zur Kenntnis der Chrysomonadineae. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22**, 439.
Schimper, Ph. W., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper. Pringsh. Jahrb. 1885. **16**, 177.
Schlösing, Th. et Laurent, E., Sur la fixation de l'azote libre par les plantes. Compt. rend. 1892. **115**, 659 u. 732.
Schmitz, F., Beitr. zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb. 1884. **15**, 1.
—, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle. 1879.
—, Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.
Schramm, J. R., A contribution to our knowledge of the relation of certain species of grassgreen Algae to elementary nitrogen. Ann. Missouri bot. Gard. 1914. **1**, 157.
Schüler, J., Über die Ernährungsbedingungen einiger Flagellaten des Meerwassers. Diss. Kiel. 1910.
Scruti, F., e Perciabosco, F., Sulla funzione del iodio nelle alghe marine. Gaz. chim. ital. 1906. **36**[1], 619.
Senn, G., Physiologische Untersuchungen an Trentepohlia. Verh. Schweizer Naturf. Ges. 1911. 94. Vers.
Sjöberg, K., Enzymatische Untersuchungen an einigen Grünalgen. Fermentforschung. 1921. **4**, 97.
Setchell, William Albert. Limu. Univ. of California Publ. Botany. 1905. **2**, 91.
Skottsberg, Carl, Zur Kenntnis der subantarkt. und arkt. Meeresalgen. Wiss. Ergebnisse d. schwed. Südpolarexpedition 1901/03. 1907. **4**.
Stenhouse, J., Über das Vorkommen von Mannit in Laminaria saccharina und einigen anderen Seegräsern. Ann. d. Chemie u. Pharmazie. 1844. **40**.
Suchlandt, O., Dinoflagellaten als Erreger von rotem Schnee. Ber. d. d. bot. Ges. 1915. **34**, 243.
Sundvik, E., Om Brom-och Jodhalten i Östsjöns Aljer. Meddel. af. Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 1903/04. **30**, 25, 225.
Tassily et Leroide, Sur les proportions relatives d'arsenic dans les algues marines et leurs dérivés. Bull. soc. chim. de France. 1911. 4. sér. **9**, 63.
Téodoresco, E. C., Organisation et développement du Dunaliella etc. Beih. z. bot. Zentralblatt. 1905. **18**, 216.
—, Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella. Rev. gén. de bot. 1906. **18**, 353.
—, Sur la présence d'une nucléase chez les algues. Compt. rend. 1912. **155**, 464.
—, Assimilation de l'Azote et du phosphore nucléique par les algues inférieures. Compt. rend. 1912. **155**, 300.
Ternetz, Ch., Beitr. zur Morphologie und Physiologie von Euglena gracilis. Pringsh. Jahrb. 1912. **51**, 435.
Tone, Rodney, H., Algae and Antiseptics. Pharm. Review. 1897. **15**.

TIEGHEM, VAN, Note sur les globules amylacées des Floridées et des Corallinées. Ann. sc. nat. bot. 1865. 5. sér. **3**, 315.
TORNÖE, H., Chem. Untersuchungen in: The norwegian ... Expedition 1876/78. **2**. 1880. ... Auch Journ. etc. ...Ausführl. Literatur.
LE TOUZÉ, Contribution à l'étude histologique des Fucacees. Revue gén. de bot. 1912. **24**, 35.
TREBOUX, O., Organische Säuren als Kohlenstoffquelle bei Algen. Ber. d. d. bot. Ges. **23**, 432—441.
—, Zur Stickstoffernährung der grünen Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22**, 570.
VISCHER, W., Sur le Polymorphisme de l'Ankistrodesmus Braunii (Naegeli) Collins. Revue d'Hydrologie. 1919.
WAAGE, TH., Über das Vorkommen und die Rolle des Phloroglucins in der Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges. 1890. **7**, 250.
WAKKER, J. H., Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb. 1888. **19**, 488.
WARBURG, O., Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. Biochem. Zeitschr. 1919. **100**, 230. 1920. **103**, 188.
— und NEGELEIN, E., Über den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation. Zeitschr. f. physikal. Chemie. 1922. **102**, 235. Auch: Die Naturwissenschaften. 1922. **10**, 647.
WIESNER und MOLISCH, Gasbewegung in der Pflanze. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl. 1889. **98**[1], 670.
WILLE, N., Über die Blasen der Fucaceen. Biologiska Förenings Forhandlingar in Stockholm. 1889. **1**, 63.
—, Om Fucaceernes Blaerer. Bih. till Svenska Acad. Handl. 1889. **14**[3].
—, Über die Wanderung der anorganischen Nährstoffe bei den Laminariaceen. Festschr. für SCHWENDENER, Berlin 1889. S. 321.
WOYCICKI, Z., Beitrag zur Pathologie der Algen. Die Aplanosporen bei Cladophora fracta. Sitzungsber. d. Warschauer Ges. d. Wiss. 1908. S. 70.
—, Beobachtungen über Wachstums-, Regenerations- und Propagationserscheinungen bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen usw. Anz. d. Acad. d. Wiss. Krakau, math.-naturw. Kl. 1909. S. 588.
WURMSER, R., Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne. Trav. Inst. physiol. gén. Faculté de sc. de Strassbourg. Paris 1921.
WYPLEL, M., Über den Einfluß einiger Chloride, Fluoride und Bromide auf Algen. 25. Jahresbericht d. niederösterr. Landes-Realgymnasiums in Waidhofen a. d. Thaya.
ZELLER, S. M. and NEIKIRK, A., Gas exchange in the pneumatocyst of Nereocystis. Puget sound marine stat. publ. 1915. **1**, 25.
ZIMMERMANN, W., Zur Entwicklungsgeschichte und Cytologie von Volvox. Pringsh. Jahrb. 1921. **60**, 256.
ZUMSTEIN, H., Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. Pringsh. Jahrb. 1900. **34**, 176.

# IV. Der Haushalt der Gewässer.

Vorrat und Verbrauch des Nährmaterials zu bestimmen, ist nicht bloß auf dem Lande, sondern auch im Wasser die Aufgabe des Forschers, der sich über den gesamten Stoffwechsel der Organismen, über deren Werden und Vergehen klar werden will. Letzten Endes handelt es sich darum, den gesamten Haushalt der Natur, in unserem Fall den des Wassers und seiner Bewohner, festzulegen. Das ist ganz gewiß nicht leicht. Bestimmt werden müßten auf der einen Seite die Rohmaterialien für den Aufbau der Pflanzen, die Salze, die Gase, auch organische Verbindungen; auf der anderen Seite aber muß auch die Menge der produzierten Substanz festgelegt werden, wie sie uns in den lebenden Pflanzen und Tieren des Meeres begegnet, und schließlich muß auch eine Erkenntnis über die Abbauprozesse angestrebt werden, welche aus der organisierten Materie wieder einfache Verbindungen — neues Nährmaterial für spätere Generationen schaffen. In den Kulturgebieten der Erde kommt auch in Frage, was der Mensch herausholt und ob er etwas Gleichwertiges an die Stelle setzt.

Wenn alle diese Gesichtspunkte heute so scharf herausgehoben werden, so geht das wohl in erster Linie auf Hensen zurück, der immer wieder auf eine Bilanz drängte. Gerade durch diesen Forscher ist der Weg zu einer quantitativen Bestimmung des Planktons gewiesen. Die Algen legen die anorganische Nahrung der Seen und Gewässer in ihren Zellen fest, auf sie ist die gesamte Fauna eingestellt. Das sollte nun zahlenmäßig festgelegt werden.

## 1. Die Arbeitsmethoden.

Wie bestimmt man zunächst die Menge des Planktons? Eine genaue Bilanz würde wohl auf die Feststellung des Gewichts der Eiweißstoffe, der Kohlehydrate usw. ausgehen müssen. Dieser hätte vorauszugehen eine restlose Aufsammlung aller pflanzlichen und tierischen Planktonten, welche in einer gemessenen Wassermenge gegeben sind. Zum einfachen Fang von schwebenden und schwimmenden Organismen brauchten die alten Zoologen wie Johannes Müller u. a. Beutel aus Müllergaze (Siebzeug) in der Form eines Schmetterlingsnetzes, welche am Grunde ein Gefäß aus irgendwelcher undurchlässigen Masse tragen. Hensen aber gestaltete die Netze rationeller. Seine Konstruktion besitzt einen Metallreifen (Fig. 663, *1*) (*r*), an welchem ein konischer Netzbeutel (*b*) befestigt ist. Die Spitze des Beutels geht in einen Eimer (*e*) über, der sich aus zwei Hälften zusammensetzt, einer oberen, deren Wandung aus Müllergaze mit Messingstützen besteht, und einer unteren, die aus Metall konstruiert ist. Der ebenfalls metallische Boden des Eimers besitzt ein mittels Schraube oder Stopfen zu schließendes resp. zu öffnendes Loch.

Der Netzreifen trägt natürlich die Leinen zum Halten des Apparates, und außerdem ist ihm nach oben hin ein abgestumpfter Kegel (*c*) mit mäßig großer Öffnung (*o*) aufgesetzt.

Der Konus *c* besteht aus undurchlässigem Stoff. Da seine Öffnung verschieden groß gestaltet werden kann, hat man es in der Hand, diese Einflußöffnung weit kleiner zu machen als die Ausflußöffnungen, die ja durch die Millionen kleiner Poren in dem Siebzeug repräsentiert sind.

Das beschriebene Netz ist in erster Linie dazu bestimmt, in das Wasser beliebig tief hinabgelassen und dann langsam vertikal aufwärts gezogen zu werden. Bei völlig reinem Wasser und nicht zu rascher Netzbewegung filtriert durch den Apparat eine Wassersäule, deren Durchmesser demjenigen der Konusöffnung gleich ist; dieselbe kann also leicht berechnet werden. Schweben im Wasser Organismen, so müßten theoretisch alle diejenigen in das Netz aufgenommen werden, welche sich in der Wassersäule vertikal über der Einflußöffnung befinden; in praxi geht die Sache kaum so quantitativ, wie wir unten noch näher zeigen werden; immerhin gelangt eine große Masse der Planktonorganismen durch die Netzbewegung in den Beutel und bleibt größtenteils an dessen Innenseite kleben. Von dieser wird sie nach dem Aufholen in den Eimer gespült, indem man den Strahl einer Spritze (am besten bei großen Netzen den einer Dampfspritze) auf die Außenseite des Netzes richtet oder aber die Innenseite mit Hilfe einer Gießkanne oder anderer ähnlicher Instrumente behandelt.

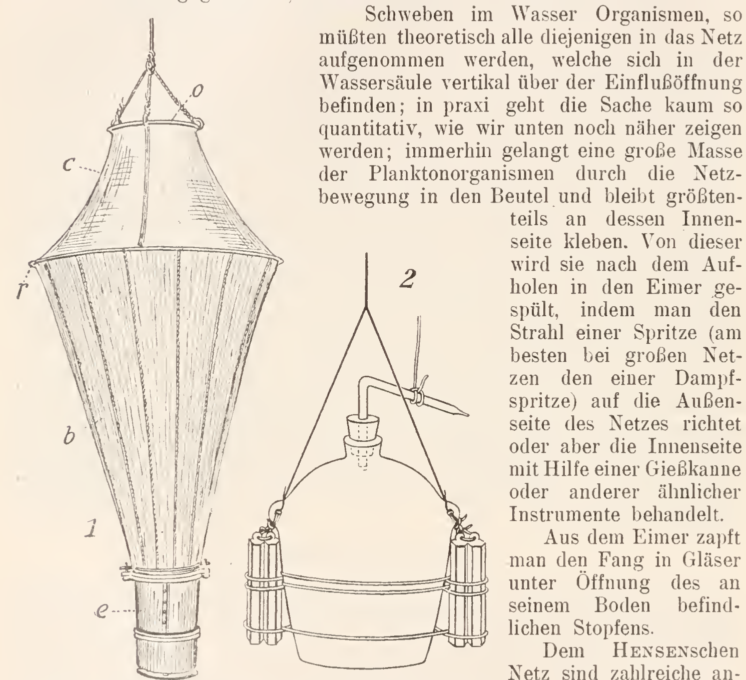



Fig. 663. *1* Hensens Planktonnetz n. Schütt. *r* Netzreifen, *b* Netzbeutel, *e* Eimer, *c* undurchlässiger Konus, *o* Öffnung. *2* Schöpfflasche nach Peck u. Harrington, aus Steuer.

Aus dem Eimer zapft man den Fang in Gläser unter Öffnung des an seinem Boden befindlichen Stopfens.

Dem Hensenschen Netz sind zahlreiche andere nachgebildet. Es handelt sich zum Teil um Komplikationen, zum Teil um Vereinfachungen. Eine solche stellt z. B. das Ambergsche Netz dar, welchem der undurchlässige Konus fehlt. Jeder Bericht über Planktonfahrten enthält Angaben über besondere Netze. Lohmann wies auf das von Hensen konstruierte Ringnetz hin, das die Form eines doppelwandigen Zylinders hat.

Eine Zusammenstellung der wichtigsten Netzformen findet sich bei Steuer. Fast jeder Jahrgang der Fachzeitschriften bringt Neukonstruktionen dieser, wie auch der weiter unten zu beschreibenden Fangvorrichtungen.

Hensens u. a. Netze demonstrieren uns die Organismen der von ihnen durchlaufenen und durchfiltrierten Wasserschichten im bunten Chaos, wir sind nachträglich nicht mehr imstande, zu sagen, welche Algen den

oberen, welche den tieferen Regionen angehört haben. Will man darüber informiert sein, so kann man Stufenfänge machen, d. h. man filtriert erst eine Schicht von 10 m durch, darauf eine solche von 20 m usw. Ein Vergleich der Fänge ergibt dann einen Aufschluß über das Vorkommen der einen oder der anderen Form in differenten Tiefen.

Das Verfahren ist mühsam, und deshalb hat man an Stelle der einfachen, offenen Netze Schließnetze konstruiert, d. h. Apparate, welche man geschlossen hinabsenkt, in bestimmter Tiefe öffnet, dann aber wiederum schließt, nachdem sie eine Wasserschicht von gewünschter Dicke durchlaufen haben.

So kann man z. B. nacheinander die ersten, dann die zweiten 10 m abfischen u. s. f.

Der Mechanismus solcher Schließ- und Öffnungsvorrichtungen ist immer recht kompliziert und deshalb eine Beschreibung derselben in Kürze kaum zu geben. Ich verweise also auf Hensen, Chun u. a. und bemerke nur noch, daß häufig Schiffschrauben en miniature, welche sich bei der Bewegung des Netzes drehen, verwandt werden, um die Öffnungs- und Schließbewegung auszulösen, während man in anderen Fällen für diesen Zweck durchbohrte Metallstücke an der Leine, welche das Netz trägt, als Fallgewicht hinabgleiten ließ usw.

Anfänglich hat es mit solchen Netzen wohl noch mancherlei Havarien gegeben, im Lauf der Jahre aber sind sie doch so weit verbessert worden, daß sie zur Zufriedenheit der Forscher arbeiteten, die sie benutzten. Die obigen Schließnetze können nur vom gestoppten Schiff aus benutzt werden. Man wird aber auch vielfach arbeiten wollen, wenn der Dampfer oder Segler sich in Fahrt befindet. Dazu bedarf es eines Netzes, welches dem Fahrzeug in bestimmter, leicht einstellbarer Tiefe folgt. — Horizontalnetze.

Konstruktionen verschiedener Art ermöglichen das. Steuer stellt sie zusammen, auch Lohmann behandelt sie (vergl. auch Kofoid und Arvidsson). Für die Abfischung des Oberflächenwassers hat man auch einfach die Schiffspumpen verwandt, Röhren an den beiden Bordseiten der Schiffe angebracht, welche mit Filtriervorrichtungen versehen waren u. s. f. Das alles mag auf Hensens Vorschlag zurückgehen, welcher Metallzylinder mit durchbrochener Wand mit Siebstoff auskleidete und dann entsprechend von Wasser durchströmen ließ.

Alle Apparate, welche die Gewässer in bestimmten Tiefen abfischen sollen, verdienen zweifellos besondere Beachtung. Lohmann hat wohl neben anderen Gelehrten am eindringlichsten darauf hingewiesen, wie wichtig dies sei; und wer das verfolgt, was wir noch über die Schichtungen in Seen und Meeren, über Strömungen an der Oberfläche und in den Tiefen, die sich oft ganz scharf voneinander abheben, zu sagen haben werden, wird ihm Recht geben.

Allgemeine Übereinstimmung herrscht nun darüber, daß die verschiedenen Netze, speziell das vertikale, genügend Material liefern, um den Fang qualitativ zu beurteilen; ja man kann die Häufigkeit gewisser Formen, das Fehlen anderer genügend beurteilen, um daraus — sagen wir einmal floristische — Folgerungen abzuleiten, wie das z. B. Gran dargelegt hat.

Hensen und seine Schüler glaubten aber auch, daß mit Hilfe jener Instrumente innerhalb der von ihnen selbst angegebenen Fehlergrenzen eine quantitative Aufsammlung des Planktons möglich sei, d. h. daß alle Organismen wirklich in das Netz gelangen und in ihm bleiben, welche vor die Netzmündung kommen, oder anders ausgedrückt, daß die jene Öffnung überlagernde Wassersäule auch quantitativ abfiltriert wird.

Das trifft nun nicht genau zu, man erhält weniger Plankton, als wirklich in der fraglichen Wassersäule vorhanden ist. Allein nach Hensen ist der Ausfall ein relativ konstanter, vorausgesetzt, daß man die Netze stets annähernd gleichsinnig handhabt. Er hat deshalb experimentierend und rechnend einen Koeffizienten bestimmt, der es ermöglicht, aus der im Netz beobachteten Menge des Planktons die wahre Menge desselben im gegebenen Wasserquantum zu berechnen. Andere sind ihm gefolgt, und z. B. hat Amberg unter Schröters Leitung jenen Koeffizienten experimentell festzulegen gesucht.

Heute sind diese Dinge, wie mir scheint, überholt. Wir wissen jetzt, daß Verstopfung des Netzes auf der einen, Durchlässigkeit auf der anderen Seite große Fehler bedingen. Besonders schleimige Organismen verstopfen die Maschen oft derart, daß die Netzwandung überhaupt nicht mehr filtriert, das Ganze gleicht dann einem undurchlässigen Eimer, der natürlich nichts aus der Tiefe mit bringt. Maschenverstopfung machte es z. B. Lozéron unmöglich, die Peridineen, welche die Oberfläche des Zürichsees in riesigen Quantitäten bevölkerten, richtig zu fischen, wenn er das Netz aus einiger Tiefe vertikal heraufzog; und Waldvogel fing aus ähnlichen Gründen bisweilen in weitmaschigen Netzen mehr, als in engmaschigen usw. vgl. z. B. Tanner-Fullemann.

So extrem liegen die Dinge glücklicherweise verhältnismäßig selten, und in der Mehrzahl der Fälle erhält man eine halbwegs annehmbare Ausbeute.

Weit verhängnisvoller ist die Durchlässigkeit der Netze für die kleinen und kleinsten Formen, welche lange Zeit die richtige Erkenntnis von ihrer Verbreitung verhinderte. Es ist in erster Linie Lohmanns Verdienst, dies nachgewiesen zu haben, er schuf auch den Namen Nannoplankton für all das kleine „Gesindel“, das so gerne durch die Netzmaschen entwischt, weil seine Körpergröße den Durchmesser jener nicht erreicht.

Während Diatomeen und Peridineen schon in den Netzen hängen bleiben, schlüpfen die niederen Volvocales, Chrysomonadinen, kleine Dinoflagellaten und Coccolithophoriden — Lohmanns Lieblinge — durch die Maschen.

In Deutschland hatte Frentzel und gleichzeitig mit ihm Kofoid in Amerika auf die Notwendigkeit hingewiesen, andere Fangmethoden in Anwendung zu bringen, sich vom Netz unabhängig zu machen. Sie griffen zur Pumpe.

Mit Hilfe eines Schlauches, den man bis in die gewünschten Tiefen hinabhängen läßt, pumpt man Wasser empor, um dann gemessene Quantitäten desselben zu filtrieren. Bachmann, Burkhardt, Lozéron u. a. haben dieses Verfahren für die Schweizer Seen in Anwendung gebracht; zum mindestens gleichzeitig untersuchte Volk auf diesem Wege norddeutsche Süßwässer, besonders die Elbe, und Lohmann stellte später sehr eingehende und kritische Untersuchungen im Meer an, auf welchen vieles von dem basiert, was wir heute wissen.

Filtriert man nicht durch die Netze, so muß man andere Filter suchen, auf welche man das aufgepumpte Wasser hinleitet. Lohmann fand in gehärteten Papierfiltern das Gewünschte. Sie sammeln bei geeigneter Handhabung alles, was billigerweise erwartet werden kann.

Lohmann zeigte nun, daß aus 1000 l Wasser z. B. von Halosphaera viridis durch das Netz 360, durch die Pumpe 7400 Individuen nachgewiesen werden, von Chaetoceras 44000 im ersten, 150000 im zweiten Fall, von

Thalassiothrix 35000 gegen 228000 usw. Die Zahlen bedürfen keines Kommentars, sie zeigen ohne weiteres die eminente Überlegenheit des neuen Verfahrens, das auch deshalb den Vorzug verdient, weil man nicht auf Stufenfänge angewiesen ist wie beim Vertikalnetz, sondern beliebige Wasserschichten abpumpen kann, je nach der Tiefe, in welche man das Schlauchende führt.

Freilich fehlerlos ist auch dies Arbeitsverfahren kaum; aus verschiedenen Gründen versagt es nach den Autoren bei Tiefen von 100—150 m, bei welchen allerdings recht häufig die untere Grenze des pflanzlichen Planktons erreicht oder gar überschritten ist. Ferner ist noch nicht zu übersehen, ob nicht empfindliche Mikroplanktonten durch die stürmische Strömung in den Pumpen völlig ruiniert werden.

Braucht man denn immer eine Pumpe? Nein! HENSEN versenkt einen Gummischlauch von ganz geringem Durchmesser in das Wasser, schließt das obere Ende und holt nun auf. So erhält er Proben aus den Tiefen; allerdings wohl kaum die Stufenfänge, die man mit der Pumpe machen kann.

Vom Netz kommt man auch noch auf andere Weise los, nämlich mit Hilfe der Flasche. Sie spielt schon in den ersten Untersuchungen von H. A. MEYER über das Wasser der Ostsee eine Rolle. Der Grundsatz ist: Man versenkt eine leere Flasche oder irgend etwas ähnliches in die gewünschte Tiefe, öffnet sie durch eine besondere Vorkehrung und holt sie dann herauf. Die Fig. 663, *2* zeigt eine dieser Schöpfflaschen in einfachster Form. Sie wird beschwert an einem Seil hinabgelassen, ein zweites ist mit dem dünnen, winkelig gebogenen Glasrohr verbunden. Ein kräftiger Zug, das Rohr bricht und das Wasser strömt in den Ballon. Kompliziertere Apparate sind gebaut, um schon in der Tiefe der Gewässer einen Verschluß der Schöpfflasche zu ermöglichen, denn die einfacheren Konstruktionen rufen, wenn auch nur kleine Bedenken wach, ob nicht beim Aufholen unerwünschtes Wasser einströmt. Das Ziel wird erreicht durch Zylinder, an welchem ein Propeller die Öffnung und den Schluß bewirkt. Letzterer wird durch den Wasserwiderstand beim Aufholen oder beim Abfieren in Tätigkeit gesetzt.

Diese Apparate finden sachgemäße Verwendung auch zur Probeentnahme für chemische Analysen (s. z. B. HELLAND-HANSEN).

Alles das, was Netze, Pumpen, Schläuche oder Flaschen heraufbringen, muß nun weiter ausgewertet werden. HENSEN und seine Schüler sowie nicht wenige andere Gelehrte haben zahlreiche Fänge ausgezählt.

Sie nahmen einen gemessenen Bruchteil des Fanges, der in bestimmter Weise aufgeschwemmt war und zählten unter dem Mikroskop die Individuen jeder Art, im wesentlichen mit Hilfe der Methoden, welche auch für Zählung von Blutkörperchen, Hefen usw. üblich sind. Ich verweise auf HENSEN, APSTEIN, SCHÜTT u. a., sowie auf die Vereinfachungen jenes Verfahrens, welche AMBERG, SCHROETER, WALTER u. a., freilich unter dem Widerspruch von VOLK, anwandten.

Die Zählarbeit ist natürlich äußerst zeitraubend und mühevoll; so ließen denn nicht wenige ermattet die Arme sinken und fragten, ob denn nicht einfachere Methoden möglich seien.

Solche scheint mir u. a. KOLKWITZ gefunden zu haben, indem er mit Hilfe einer bestimmten Kammer nur 1 ccm auswertet. NAUMANN ist ihm gefolgt und hat auch Angaben über die bildliche Darstellung des „Kammerplanktons“ gemacht.

Das ist einer von den vielen Ausdrücken, die uns in Gestalt von „Netz“- „Zentrifugen“- „Flaschen“-Plankton usw. begegnen. Die Namen sind kurz und nicht zu beanstanden, solange man nicht mehr als Technik dahinter sucht. Sie werden bedenklich, wenn die durch jene Namen gekennzeichneten Fänge einseitig bearbeitet werden.

Ich vermag mich des Eindruckes nicht zu erwehren, daß gelegentlich zu viel gezählt worden sei. Bin ich aber auch nicht imstande, die Zählmethode so hoch zu bewerten, wie es ihr Urheber tut, und vermag ich die quantitative Zuverlässigkeit der HENSENschen Netze nicht anzuerkennen, so bin ich doch weit entfernt, mich dem HÄCKELschen nur scheinbar vernichtenden Urteil über HENSENS Bestrebungen anzuschließen. Ich gehe natürlich auf die Diskussion, welche beide Autoren sowie BRANDT, HEINCKE u. a. geführt, nicht ein — sie sind fast verjährt — und bemerke nur, daß wir ohne HENSEN nicht die Kenntnis vom Plankton hätten, die wir heute unser eigen nennen. Gewiß, manche Forscher vor ihm, z. B. JOHANNES MÜLLER, haben schon Auftrieb gefischt, nicht minder die Challenger-Expedition, aber erst seit der Planktonexpedition ist neues Leben in diesen Zweig der Wissenschaft gekommen, durch sie sind erst andere Hochsee- und Binnenseeunternehmungen möglich geworden, und alle diese haben viel des Neuen zutage gefördert. Ob man sich einmal dabei verzählt hat, tut nichts zur Sache. Gibt es eine Wissenschaft, die nicht gegen den Wind aufkreuzen müßte? Die Pflanzengeographie und die Biologie auf dem Lande haben der Zahlen kaum bedurft; die Gewächse, welche zu bestimmter Zeit auf einem Quadratkilometer vorhanden sind, zahlenmäßig festzulegen, erschien bislang unnötig, die Ausdrücke häufig, selten usw. genügten. Dasselbe reicht, wie mir scheint, für viele Fragen des Planktonlebens aus, und so glaube ich, daß nordische (z. B. GRAN), deutsche und schweizer Forscher ganz recht haben, wenn sie in ihren Planktonstudien die Häufigkeit des Vorkommens durch einige konventionelle Zeichen anzugeben sich begnügen.

Damit soll freilich nicht gesagt sein, daß die Zählmethode unter allen Umständen verpönt wäre.

Was LOHMANN auf seiner Fahrt mit der „Deutschland“ erreichte, was er vor der Kieler Föhrde klar legte, wäre wohl ohne Zählungen nicht möglich gewesen. Er hat die Sache allerdings in hohem Maße kritisch behandelt und hat auch andere Methoden gelten lassen.

Die von ihm und von anderen benutzten Verfahren bestehen in der Zentrifugierung und der Sedimentierung. Totes Plankton schwebt nicht so lange wie lebendes. So setzt man denn dem Fange irgendwelche konservierenden Stoffe zu und mißt den bald entstehenden Bodensatz. Oder aber man tut ein bestimmtes Quantum Wasser in graduierte Zylinder und zentrifugiert, wie es wohl KRÄMER und DOLLEY zuerst getan (s. KOFOID).

Das kann man auch mit lebenden Planktonten machen. Man kann auch den auf die eine oder andere Weise erzielten Bodensatz auszählen. Das Zentrifugieren läßt sich — und das ist ein großer Vorteil — auch mit geringen Wassermengen erfolgreich ausführen. So bieten sich mannigfache Verfahren, und es wird immer klarer, daß man diese für jede Art der Untersuchung besonders wählen müsse, und daß die untersuchten Organismen nach ihrer Eigenart behandelt sein wollen. Die sperrigen Chaetoceras-Arten setzen sich anders ab als annähernd isodiametrische Formen usf. PASCHER hat sogar betont, daß man die Zentrifuge nicht rein mechanisch handhaben dürfe. Damit ist erneut das gesagt, was besonders LOHMANN betont, daß

nicht jede Fang- und Zählmethode für jeden Organismus geeignet ist. Man darf die Dinge nicht über einen Kamm scheren und muß jeweils herausprobieren, was gerade für den verfolgten Zweck von Nutzen ist.

Dazu gehört auch, daß man die für jeden Organismus und für jeden Fall richtigen Konservierungsmittel ausprobiert. Man stopft die Dinge mit Vorliebe in Formol und das genügt auch, wenn es sich nur um Zählung und Bestimmung der Arten handelt. Sollen aber die Inhaltsbestandteile der Zellen genau untersucht werden, so muß man die besseren Fixierungsmittel in Anwendung bringen. Z. B. haben GRAN u. a. FLEMMINGS Gemische benutzt, MANGIN hat Verfahren angegeben, um Peridineen, Diatomeen usw. für Zählung und Bestimmung leichter sichtbar zu machen usw. Das soll hier nicht im einzelnen behandelt werden.

Mit alledem wird der Versuch gemacht, die Zahl der erbeuteten Organismen zusammen zu rechnen. Für eine exakte Bilanz genügt das aber nicht, da muß man die Maße der produzierten Substanz feststellen (s. oben). Auch in dieser Richtung sind seit HENSEN und SCHÜTT (s. auch LOHMANN) Bestrebungen im Gange. Vielfach wurde das Volumen der gefangenen Zellen bestimmt und daraus weiteres berechnet, aber man hat von Anfang an eingesehen, daß auch das eigentlich nicht ausreichend ist, daß es vielmehr auf das Trockengewicht ankomme und weiter auf die vom Plankton gebildeten Mengen an Kohlehydraten, Fetten, Eiweiß usw., denn diese sind ja die wichtigsten Bestandteile der Pflanzenzelle und zugleich die wesentliche Nahrung der Wassertiere. Die gewünschte Analyse konnte bislang aber kaum durchgeführt werden (s. aber NAUMANN), schon deswegen nicht, weil dazu wohl sehr große Planktonmengen erforderlich sind, und weil man kostbares Material aus weiter Ferne nicht gern der Vernichtung preisgab, die ja für die Analysen unerläßlich ist.

Es scheint mir allerdings mit alledem auch nicht so eilig zu sein, denn um wirklich rechnen zu können, müßte man auch wissen, was die Meere oder einzelne Abschnitte derselben an Tieren produzieren. Wir sind aber, wie mir scheint, noch ziemlich weit davon entfernt, angeben zu können, welche Fischmengen u. a. in der See enthalten sind. Was der Mensch raubt, kann annähernd errechnet werden, nicht aber das, was in den Tiefen zurückbleibt (vgl. HENSEN, SCHAEDEL u. a.).

Ein weiterer nennenswerter Fehler ist es, daß fast nie von den Mengen des Benthos gesprochen wird, obwohl das doch auch mit in die Rechnung eingehen müßte, wie z. B. O. ZACHARIAS mehrfach betont und PETERSEN besonders scharf hervorgehoben hat. Im weiten Ozean mag die Masse der festsitzenden Algen, Seegräser usw. minimal sein gegen die gewaltigen Wassermassen, aber in den Küstengewässern ist das gewiß anders, man braucht nur an die Laminarienwälder der nordischen Meere, an die Macrocystis-Bestände der Antarctis zu denken. Auch in den Süßwasserbehältern spielt der Bewuchs durch Algen oder durch höhere Wasserpflanzen eine um so entscheidendere Rolle, je kleiner jene sind.

LAUTERBORN fand stagnierende Tümpel am Boden von Charen u. a. dicht überzogen, sie führten kaum Plankton, das Wasser war blitzsauber, umgekehrt gibt es Altwässer und ähnliches, welche ein reiches Plankton besitzen, aber von höheren Pflanzen fast frei sind. Nach KOFOID hat Phelps Lake viel Plankton und wenig Bodenvegetation, andere amerikanische Seen haben viel Benthos und wenig Plankton. Die Sache dürfte auf der ganzen Welt die gleiche sein.

## 2. Die Bilanz der Stoffe.

### a) Allgemeines.

Ist man von einer Erkenntnis des Haushaltes im Wasser, namentlich soweit es exakte Zahlenwerte betrifft, noch weit entfernt, so sind doch andererseits Tatsachen von hohem Interesse bekannt geworden, welche zu der Frage zwingen, wie weit denn nun in den Gewässern ein Vorrat von Nährmaterial vorhanden ist, wie weit dieser ausreicht und wie er erneuert bzw. ergänzt wird.

Dieser ist kaum in einem Gewässer gleich. Seen, Tümpel und Meere beherbergen ein ganz verschiedenes Wasser, je nach der geologischen Formation, in der sie entstanden sind; Bäche, Flüsse und Ströme sind abhängig von ihrem Quellgebiet und von dem Bett, in dem sie laufen. So ist es verständlich, daß nicht bloß alle diese, sondern auch jeder Graben und jeder Tümpel, jeder See und jedes Moorloch seine „Individualität" hat. Die Angaben darüber sind so zahlreich, daß Einzelschriften kaum zu nennen sind. Die in ihnen enthaltene Lösung muß je nach der Umgebung variieren in bezug auf den Gehalt an Gasen, an organischen und anorganischen Stoffen, in bezug auf Temperatur, Durchsichtigkeit usw. Auf alles dies müßte eigentlich jedes Gewässer geprüft sein. Das ist allerdings ein wenig viel verlangt, aber wir sind heute fast noch zu weit zurück in der Erforschung solcher Dinge.

Immerhin ist es möglich gewesen, gewisse Typen von Gewässern herauszuschälen. So haben THIENEMANN und NAUMANN (s. a. STEINECKE) solche in erster Linie nach den im Wasser gelösten Stoffen unterschieden.

1. Oligotroph sind Seen der Alpen und Voralpen, aber auch einige im Tieflande. Sie haben wenig Nährmaterial, aber auch keine Humussäuren, das Wasser ist klar. Pflanzenwuchs gering. Ufer steil.

2. Die eutrophen Seen sind reich an Kalk und Kohlensäure, arm an Humus. Sie sind vielfach durch das Massenauftreten von Planktonten ausgezeichnet; diese, wie auch ihre Abfälle und Zersetzungsprodukte, trüben oft das Wasser. Hierher gehören die Seen des baltischen Tieflandes, die Schweizer Seen in niederen Lagen, nordamerikanische Gewässer u. s. f. In ihnen allen herrschen weitaus die Diatomeen, auch Chlorophyceen kommen vor, dagegen treten Desmidiaceen stark zurück, z. B. ist in den Seen von Wisconsin Staurastrum fast der einzige Vertreter jener Familie. WESENBERG-LUND, CHAMBERS, BIRGE und JUDAY, MURRAY, BACHMANN u. a. berichten mehr darüber.

Ähnlich ist es wohl mit fließenden Gewässern, die kalkreichen sind auch algenreich, z. B. fand ZENKER Cladophora um Hildesheim häufig, vermißte sie aber im ganzen Gebiet der Lüneburger Heide, die ja kalkarm ist.

3. Die dystrophen Seen sind im wesentlichen Humusgewässer, deshalb natürlich kalkarm. Sie liegen gern im Urgestein. Zu ihnen gehören in erster Linie schottische und nordische Seen, wie auch alle großen und kleinen Moorgewässer. Sie alle sind ungemein reich an Desmidiaceen, wie das für die schottischen Gebiete besonders von WEST u. a. hervorgehoben ist. BACHMANN spricht sogar von typischen Desmidiaceen-Seen. Wenn wir so die Konjugaten auf der einen, die Diatomeen auf der anderen Seite herausheben, soll damit nicht gesagt sein, daß sie allein die typischen Vertreter der einen oder anderen Seenflora seien. Es kommen noch allerlei Peridineen usw. dazu, wegen deren wir auf die oben genannten Forscher verweisen.

Nun erhebt sich die nicht leicht zu beantwortende Frage, welche Substanzen für das Vorkommen der Desmidiaceen z. B. entscheidend sind. West hatte auf den Kalk hingewiesen und diesen für das Fehlen jener Gruppe verantwortlich gemacht (s. a. Ström), allein Bachmann weist darauf hin, daß gewisse Seen Schottlands kalkreich sind und doch Desmidiaceen in Menge führen. So können sie nicht kalkfeindlich sein. Aber auch von Bachmann wird doch hervorgehoben, daß aus den Mooren gewisse Substanzen in die kalkhaltigen Wässer eintreten müßten, um den Desmidiaceen das Dasein zu ermöglichen. Da kommt man denn immer wieder auf die Humussäuren, die wohl nicht bloß dem Schreiber dieser Zeilen einen Stoßseufzer entlocken. Wie sie wirken, ist keineswegs klar. Naumann sagt, sie seien durch ein Minimum an Stickstoff und Phosphor charakterisiert. Er sah eine starke Produktionssteigerung der Algen, wenn er zu Behältern mit entsprechenden Wässern Ammonium- oder Amidverbindungen hinzufügte. Das ist vielleicht nicht so überraschend, denn es ist ja schon länger bekannt, daß die Moorwässer arm an Salzen und an Sauerstoff sind. Dafür sind sie einigermaßen reich an Kali.

Ob dieses eine Rolle spiele, ist mir unklar. An sich kann alkalisches Wasser eine Wirkung ausüben, denn Anderson und Walker fanden im Clear Lake 1,129 Alkali auf eine Million. Das Wasser enthielt Closterium aciculare reichlich und Diatomeen in mäßiger Zahl. Wo Quellen in den See eintreten, bilden sich Tümpel, welche nur wenig alkalisch sind, und hier erscheint eine weitaus reichere Flora, in welcher die Diatomeen vorherrschen.

Griffiths schildert nicht uninteressant, wie in gewissen „pools“ von Berkshire, die benachbart und scheinbar in der Zusammensetzung des Wassers ganz gleich sind, große Unterschiede bezüglich der Flora bestehen. In dem einen fand er 20 Desmidiaceen-Spezies, im anderen keine. Pandorina Morum zeichnete das eine, Eudorina und Volvox das andere Gewässer aus.

Fügen wir noch hinzu, daß Sumpfwässer verschiedener Herkunft nach Livingston auf die Formgestaltung von Stigeoclonium ganz verschieden wirken, ohne daß es dem Forscher klar geworden wäre weshalb, so ergibt sich ohne weiteres, wie schwierig diese noch ungelöste Frage ist.

## b) Feste Körper in Lösung.

### 1. Düngungen.

Der Normalgehalt der Gewässer an Nährstoffen unterliegt auf natürlichem Wege einer Veränderung, wenn z. B. die Seen verlanden. Wesenberg-Lund zeigte z. B., daß in solchem Fall die Diatomeen zurück, die Chlorophyceen in den Vordergrund treten; die Annahme liegt nahe, daß eben durch die Verlandung auch alles das, was im Wasser gelöst ist, eine völlige Umwälzung erfährt.

Große Veränderungen können aber auch durch Düngung hervorgerufen werden. Dies Wort kann im eigensten Sinne hier Anwendung finden, mag aber auch erweitert überall da benutzt werden, wo den Gewässern in irgendeiner Form halb oder ganz unerwartet Nährmaterial zugeführt wird.

Wir leisten erst einmal Kleinarbeit. Setzt man in Aquarien, welche mit Brunnenwasser gefüllt waren, einige Fische, so färbt sich jenes oft in wenigen Tagen intensiv grün durch die Entwicklung von Chlamydomonaden, Euglenen usw. Mit Lösungen künstlichen Düngers macht man die gleichen Erfahrungen (s. z. B. Naumann) und jeder, der sich umschaute, kennt die

Dorftümpel mit Massen grüner Algen, gedüngt durch das Federvieh, das sich wohl in allen Erdteilen an und auf ihnen herumtreibt. Die Tümpel und sonstigen Wasserbehälter in zoologischen Gärten sind eine wahre Fundgrube für die verschiedensten Algen (s. a. NAUMANN). Seichte Wasserlachen, an welchen die Rebhühner ihre Losung entleeren, enthalten massenhaft Spondylomorum nach LAUTERBORN (mündl.). Dieser Autor schildert auch, wie der Altrhein bei Roxheim durch organische Abwässer verunreinigt wird. Dort treten die Characeen u. a. bedenklich zurück, das Plankton entwickelt sich gewaltig. „In heißen Sommern bildet das Wasser eine förmlich grüne Brühe, erfüllt von zahllosen Cyanophyceen . . . Chlorophyceen wie Pediastrum, Scenedesmus, Coelastrum, Golenkinia, Actinastrum und allen jenen zierlich zarten neuen Planktonformen, die ich hier entdeckte und die SCHMIDLE beschrieben hat. Diatomeen treten im allgemeinen nicht so zahlreich auf als in dem reineren Altrhein von Neuhofen.“ Was hier im kleinen vor sich geht, schildert KOFOID für den Illinois River im großen. Der Fluß wird an den verschiedensten Stellen durch die Abwässer von Städten und gewerblichen Anlagen verunreinigt, und es zeigt sich eine gewisse Beziehung zwischen der Menge der gelösten Stoffe und der Masse des Planktons. Diese besteht zum mindesten in gewissen Monaten vorzugsweise aus Grünalgen, und zwar sind das im wesentlichen dieselben, welche LAUTERBORN oben anführt. Der Spoon River hat sauberes Wasser und viel geringere Mengen an Plankton — ganz wie oben die reinen Teile des Altrheins. KOFOID unterscheidet „altes“ Flußwasser, das durch mehr oder weniger unerwünschte Zuflüsse schon manches „erlebt“ hat, und „junges“ Wasser, das direkt den Quellen entströmt. Der Planktongehalt ist ganz verschieden.

Die Abwässer Berlins machen sich nach ROSENTHAL in der Spree bemerkbar. In verunreinigten Teichen und Tümpeln von Moskau, auf den Rieselfeldern und in den Abfallgruben, auch im unteren Teil des stark verunreinigten Jausa-Flusses kommen nach ARTARI allerlei Chlamydomonaden zum Vorschein. LEMMERMANN fand reichliche Mengen von Eugleniden in Teichen bei Bremerhaven, welche reichlich organische Stoffe enthielten (s. a. GRIFFITHS), und KOFOID sagt, daß im Illinois-Fluß die Euglenen sogar in dem auf S. 197 erwähnten Sinne Neigung zum Verblassen zeigen. KOLKWITZ erzählt, wie im Lietzensee nach der Umarbeitung des Bodens eine Cyanophycee und außerdem Stephanodiscus Hantschianus in ungeheueren Mengen auftraten. In Zierteichen in Breslau sah SCHROEDER Closterium pronum in Hülle und Fülle entwickelt, nachdem dieselben ausgeschachtet waren. Solche Angaben wiederholen sich in großer Zahl. WOLF berichtet einiges davon, LAUTERBORN wieder macht das Auftreten gewaltiger Diatomeenmengen im Zürichsee abhängig von dem Einfluß der Abwässer aus den menschlichen Wohnungen, welche sich dort immer weiter ausdehnten. Diese Beispiele mögen genügen.

Was die organischen Verbindungen leisten, welche in obigen Fällen wirksam sind, vermögen auch anorganische Salze. So hat v. ALTEN dargetan, daß überall dort, wo sich die Abwässer von den Kaliwerken in die kleinen Flüsse des Braunschweiger Landes ergießen, Diatomeen reichlicher werden. Es treten an solchen Orten z. B. Brackwasserformen auf, wie Diploneis interrupta, Achnanthes brevipes u. a. Die Erscheinungen an Salinen u. a. werden später behandelt.

LAUTERBORN u. a. sagen vielleicht nicht mit Unrecht, daß es sich bei diesen Erscheinungen um Kulturformationen handle, bedingt durch den Einfluß des Menschen.

Dieser wird natürlich völlig ausschlaggebend, wenn es sich um gedüngte Fischteiche handelt. Nicht ohne Erfolg bringt man in jene Salze oder organische Substanzen, welche eine gewaltige Zunahme des Planktons und damit auch der Fischnahrung bedingen, vgl. KOCH, NAUMANN u. a.

Jede Rohkultur, welche man im Laboratorium mit organischen Lösungen oder mit irgendeiner anderen organischen Materie ansetzt, zeigt eine bestimmte Reihenfolge von Organismen. Eine beliebte Methode ist es, um Euglenen zu gewinnen, Stroh mit Sumpfwasser zu übergießen oder, wie das z. B. BUDER beschreibt, Peptonlösungen mit Erde oder Schlamm zu versetzen, um Chlamydomonas für gewisse Versuche zu erhalten. Auch JACOBSEN hat (wohl zuerst) Ähnliches beschrieben. In solchen Medien erscheinen die gewünschten Organismen nicht sofort, sondern es ergibt sich eine ganze Stufenleiter. Wo viel organisches Material zur Verfügung steht, dürften zunächst farblose Flagellaten, auch Amöben u. a. dasselbe ausnutzen, dann erscheinen grüne Formen, Euglena, Chlamydomonas, Chlorogonium usw.

ALLEN und NELSON beobachten in ihren Mischkulturen von Planktonten (Diatomeen, kleine Chlorophyceen, Flagellaten usw.), die in erster Linie mit anorganischen Verbindungen angesetzt waren, ganz Ähnliches: „Die einzelnen Formen verdrängten sich gegenseitig in der Entwicklung; jede hatte ihre Hoch-Zeit zu einer anderen Epoche.“

Was hier im kleinen vor sich geht, geschieht auch im großem. Im Faulschlamm demonstrierte uns LAUTERBORN eine Fülle von farblosen Organismen. Ihnen sind nur wenige farbige beigemengt, immerhin fühlt sich Spondylomorum an solchen Orten sehr wohl. Andere Algen erscheinen erst in gewisser Entfernung von den faulenden Massen (VAN OYE). In Flüssen und Seen, welche organische Beigaben erhalten, zeigt sich ebenso wie in den Kulturen eine bestimmte Folge von Mikroorganismen. Seinen Grund hat das in der sukzessiven Zersetzung der organischen Massen. Bakterien bauen diese ab, die farbigen Organismen verwenden die Abbauprodukte je nach ihrer Eigenart. Wir haben oben (S. 192) ganz besonders betont, daß die Nährmaterialien keineswegs wahllos genommen werden, sondern daß jede Alge, jeder Flagellat auf gewisse Substanzen gleichsam geeicht ist. So konnten wir von Pepton-, Zucker-, Essigsäureorganismen reden; die oben erwähnten Chlamydomonaden ARTARIS verlangen Aminosäuren und Amide. Danach kann eine Alge erst in dem Augenblick auf der Bildfläche erscheinen, in welchem die spezifische Nahrung für sie bereit ist. Sie zeigen gewisse Stoffe durch ausgiebige Vermehrung an. Diese Tatsache kann man verwenden, um den Zustand eines Gewässers aus der Flora und Fauna heraus zu beurteilen.

KOLKWITZ und MARSSON, LAUTERBORN, MEZ [BILLARD und BRAYANT, JOHNSON], STEUER u. a. haben darüber geschrieben, und in den Handbüchern der Hygiene spielt die Selbstreinigung der Gewässer naturgemäß eine große Rolle. Hier steht derartiges nicht zur Erörterung, es sei nur daran erinnert, daß KOLKWITZ Oligo-, Meso- und Polysaprobien unterscheidet, je nach der Menge der organischen Substanzen, die sie vertragen bzw. verlangen. Ob diese Namen unerläßlich seien, mag bezweifelt werden.

Nur gewisse Algen leben in den Abwässern, andere gehen in ihnen zugrunde, das ist fast selbstverständlich, es wird aber auch vielfach darauf hingewiesen, daß die Wasserblüte für Tiere, zumal für Fische, schädlich sei und gelegentlich auf diese tödlich wirke. Ohne auf die ganze Literatur einzugehen, verweise ich auf die Zusammenstellung bei STEUER, auf SEYDEL und STRODTMANN. Danach sind die Algen, welche die Wasserblüte bilden,

an sich nicht schädlich, wenn sie aber in Mengen absterben, können die Zersetzungsprodukte üble Gerüche und nachteilige Wirkungen hervorrufen. Außerdem können in unbewegten Wässern die stark erwärmten Oberschichten so viel Sauerstoff einbüßen, daß höhere Organismen daran erheblichen Mangel leiden. In anderen Fällen mögen andere Gründe maßgebend sein.

In der See kann eine Schädigung der Algen durch verschiedene Verbindungen einsetzen. Das ist besonders auffällig, wenn Schmutz- und Kloakenwässer sich von großen Städten aus in das Meer ergießen. Sie beeinflussen die Flora oft ganz bedenklich. Berthold schildert z. B., wie die sauberen Florideen vor den Abwässern Neapels, welche direkt in den Golf gelangen, zurückweichen, während freilich Ulva, Codium elongatum, Porphyra u. a. in ihnen auch an der unsauberen Santa Lucia standhalten.

Techet macht ähnliche Angaben über den Golf von Triest. Ceramium diaphanum, Bryopsis plumosa, einige Ectocarpus-Arten, Chylocladia mediterranea, auch Dictyota dichotoma werden von ihm als besonders widerstandsfähig gegen Schmutz gekennzeichnet, während Halimeda Tuna. Chrysimenia Uvaria, Acetabularia, Udotea nur im hellen reinen Wasser zu finden sind. Steuer fand Codium tomentosum im Triester Hafen stark im Rückgang, im Gegensatz zu Neapel zieht sich diese Alge von Schmutz allmählich zurück, Padina Pavonia fand sich im Hafen nur in kleinen Exemplaren usw.

Im Norden hat der Kieler Hafen algologisch durch Stadt und Marine gelitten, ebenso Teile von Helgoland durch den nunmehr zerstörten Hafen usw. usw. Fast in allen Meeren sind es Ulva, Enteromorpha u. a., welche noch an Stellen gedeihen, an denen der muddige Grund zahlreiche Zersetzungsprodukte liefert. Häyren berichtet neuerdings davon, ebenso Johnson und York usw. Allen und Nelson fanden wie manche andere Forscher das Wasser größerer Aquariumsanlagen schädlich für manche Algen. Es ist vielleicht durch Zersetzungsprodukte verunreinigt, es gedeihen in ihm aber Cladophora, Enteromorpha, Vaucheria, Ectocarpus usw.

Ob die Schmutzwässer einfach als Gifte wirken, steht dahin. Es genügt die Annahme, daß die einströmenden Massen oder deren Umsetzungsprodukte wachstumshemmend wirken; weniger empfindlichen Formen wird so das Übergewicht über die in diesem Sinne sensibleren verschafft.

Moore und Kellermann, wohl auch andere Forscher, machen darauf aufmerksam, daß man in Wasserläufen und Wasserbehältern verschiedener Art durch oligodynamische Wirkungen das Wuchern ungebetener Gäste hemmen kann.

### 2. Zufuhr durch Horizontalströmungen.

Im großen wiederholt sich manches von dem, was wir oben bezüglich der Düngung berichteten.

Lemmermann schreibt: „Im Frühling gelangte durch die hoch angeschwollene Spree viel kohlensäure-, kieselsäure- und kalkreiches Wasser in den Müggelsee. Die Folge war eine gewaltige Entwicklung der Bazillariaceen, besonders der Melosiren. Sie fanden günstige Ernährungsbedingungen vor, da Kohlensäure, mineralische Stoffe und Licht ihnen reichlich zur Verfügung standen. Die Vermehrung ging unter diesen Umständen schnell vonstatten und erreichte schließlich Ende Juli und Anfang August ihren Höhepunkt. Damit war zugleich eine Abnahme der mineralischen Stoffe verbunden; die großen Massen raubten sich gegenseitig Luft und Licht und führten somit ihren Untergang herbei. Die Folge des Absterbens der großen Melosiramassen war eine Bereicherung des Wassers

mit organischen Substanzen. Jetzt konnten daher die Schizophyceen, welche nach den bisherigen Beobachtungen diese Stoffe zu ihrem Wachstum gebrauchen, sich üppig entfalten. Sie erreichten ihr Maximum im September und Oktober und traten in solchen Massen auf, daß alle anderen Formen vollständig unterdrückt wurden, auch die, welche sonst wohl organische Substanzen zu ihrer Ernährung verwerten können. Sobald aber das Maximum erreicht war, begann auch das Absterben der einzelnen Flöckchen und Bündel. Ein Teil ging in gleichmäßiger Verteilung im ganzen See unter zunehmender Zersetzung zugrunde; ein anderer Teil war durch Wind und Wellen in stillere Buchten getrieben worden und ging in der Nähe des Ufers allmählich in Fäulnis über. Der zunehmende Verfall der Schizophyceen schaffte Raum für die bislang unterdrückten Organismen, welche ebenfalls imstande sind, organische Stoffe zu verwerten; von den eigentlichen Planktonformen gehören dazu Asterionella gracillima (Hantzsch) Heib. und Melosira Binderiana Kütz., von den Uferformen Lysigonium varians (Ag.) De Toni und Fragilaria capucina Desmaz. Diese entfalteten sich im November und Dezember in größeren Mengen, nahmen aber schon im Januar wieder ab und waren Anfang Februar nur noch sehr selten im Plankton zu finden.“

Die Kulturen mariner Diatomeen, welche Allen und Nelson ansetzten, gediehen einige Monate gut; dann trat eine Erschöpfung ein, viele Zellen gingen zugrunde. Nachdem sie aber durch Bakterien zersetzt waren, erwachten die lebenden Reste zu neuer Tätigkeit. Überhaupt gelang die Züchtung der Planktonorganismen nur dann gut, wenn dem Seewasser Nährsalze zugesetzt wurden. Danach enthält eine begrenzte Menge des Kulturwassers nicht genügend Vorrat, um größere Mengen von Planktonten zu ernähren. In gewissem Sinne gilt das auch für große und größte Gewässer; auch sie sind gegen Düngungen durchaus nicht unempfänglich. Das Wasser des Po macht sich nach Schiller in der Adria 20—30 Seemeilen von der Mündung an dem Planktonreichtum bemerkbar, Elbe und Weser wirken weit hinaus auf das Nordsee-Plankton. Das Ostseewasser zeigt noch eine befruchtende Wirkung im Skagerrack.

Wir werden ja noch berichten, daß Weichsel, Oder und die kleineren in die Ostsee mündenden Flüsse das Wasser der letzteren erheblich verdünnen, das leichtere Wasser treibt in einer oberflächlichen Schicht durch die dänischen Wasserstraßen wie auch durch das Kattegat mindestens bis an die Grenze der Nordsee. Im Frühjahr findet man nun im Skagerrack in dem baltischen Wasser, das in einer Schicht von 10 m Dicke auftritt, eine ungeheuere Menge von Plankton, vorzugsweise bestehend aus:

Thalassiosira Nordenskiöldii
„ gravida
„ decipiens
Lauderia glacialis
Sceletonema costatum.

Das alles sind nordische Formen, sie sind mit der in jener Schicht herrschenden Temperatur durchaus zufrieden, sie kamen durch Strömungen nach Gran aus arktischen Gewässern, gerieten in das Ostseewasser und vermehrten sich hier gewaltig, weil letzteres Nährstoffe mitbringt. Weder die Temperatur noch der Salzgehalt können die Ursache sein, weil keiner von beiden Faktoren im Optimum zugegen war, im Gegenteil, der Salzgehalt war naturgemäß niedrig, die Temperatur überschritt 2° nicht, während in der Wassermasse darunter 5° und mehr gemessen wurde. Die Grenze

der Temperaturen war ebenso scharf wie die des Planktons; von diesem sanken nur wenige Zellen in die wärmere, salzreichere Schicht hinab.

Wo der Falklands- und der Brasilstrom mit den aus dem La Plata austretenden Wässern zusammentreffen, findet man nach LOHMANN ein gewaltiges Anschwellen des Planktons, und ebenso dort, wo Golf- und Polarstrom sich mit dem St. Lorenzstrom begegnen. LOHMANN schiebt das auf die Mischung von Süß- und Seewasser, die hier Platz greift, d. h. doch wohl auf den Zustrom von Nährmaterial aus den großen Flüssen. Auch die großen sibirischen Flüsse üben, wenn sie mit den arktischen Strömungen zusammentreffen, einen gewaltigen Einfluß auf das Plankton aus.

LOHMANN hat besonders präzis zwischen dem Plankton der Hochsee und der Flachsee unterschieden. Das erste ist viel spärlicher als das letztere, die Peridineen gehören gern der Hochsee an, die Diatomeen wuchern in der Flachsee. Die Valdivia-Expedition konnte aus dem Massenauftreten von Diatomeen die Annäherung an die Küsten z. B. von Sumatra erkennen, und LOHMANN fand große Mengen dieser Algen bis weit außerhalb des Kanals, und auf der anderen Seite der Atlantik verrieten sie ihm die Küstennähe Südamerikas.

Ganz allgemein geht von den Küsten und den Flüssen eine wachstumsfördernde Wirkung aus; Nährmaterial wird von ihnen gleichsam ausgeführt und besorgt weit hinaus eine „Düngung“.

### Stickstoff.

BRANDT hat auf die großen Mengen von Stickstoffverbindungen hingewiesen, welche jahraus jahrein von den Flüssen in die Meere hinausgeführt werden, und NATHANSOHN hat auch auf diese Tatsache zurückgegriffen. Es handelt sich zunächst um salpetersaure und salpetrigsaure Salze. Nach BRANDT müßten sich diese auf der hohen See anhäufen, wenn nicht die von BAUR, GRAN, FEITEL, NATHANSOHN u. a. in der See nachgewiesenen denitrifizierenden Bakterien in energischer Arbeit einen großen Teil der fraglichen Substanzen in freien Stickstoff überführten. Die Stickstoffeinbuße durch Denitrifikation benutzt nun BRANDT, um Verbreitung und Periodizität des Planktons zu erklären. Man findet in den holsteinischen Seen viel Plankton, wenn sie viel N, wenig, wenn sie wenig N enthalten. Besonders aber wird die relative Armut tropischer Meere an Plankton gegenüber den nordischen auf den geringeren N-Gehalt der ersteren zurückgeführt. Letzterer aber erklärt sich aus der Tätigkeit der Denitrifikationsbakterien, die bei 5° kaum, bei 20—25° aber recht energisch arbeiten.

Es gibt wohl wenige Theorien, zumal in der Planktonkunde, die so viel erörtert worden sind wie die BRANDTsche, und obwohl sie vielfach anregend gewirkt hat, ist sie doch meistens abgelehnt worden (so z. B. von KNIEP, LEICK u. a.). Besonders NATHANSOHN hat sich gegen BRANDT gewandt, nicht zuletzt, um seiner abweichenden Theorie Geltung zu verschaffen. Eingewandt wird, daß die tatsächliche Verteilung des Planktons über alle Meere nicht den BRANDTschen Voraussetzungen entspreche. Das reiche Plankton in der Straße von Messina, die großen Mengen desselben auch im Äquatorialgürtel, s. unten, wollen sich jener Auffassung nicht recht unterordnen. NATHANSOHN gibt zwar zu, daß die denitrifizierenden Bakterien weit verbreitet seien, meint aber, die denitrifizierende Tätigkeit sei kein unentbehrlicher Lebensvorgang für die fraglichen Bakterien (s. aber RUPPIN); vor allem aber fehlten ja in der hohen See die nitrifizierenden Organismen, und da an jenen Orten fast nur Ammoniumverbindungen vorkommen, entfalle die Vorbedingung für den Abbau der Nitrate. GEBBING

sagt auch, daß auf Grund der Untersuchungen Gazerts an Bord des „Gauß“ die ausschlaggebende Tätigkeit der denitrifizierenden und der nitrifizierenden Bakterien im Meer sehr zweifelhaft werde. Gazert selbst teilt das gleiche mit. Entscheidend aber scheint mir die folgende Überlegung: Man weiß, daß die Pflanzen förmliche Attraktionszentren für Nährstoffe sind und dies besonders dokumentieren, wenn letztere in minimaler Menge auftreten. Man denke nur an die Kohlensäureaufnahme der Landpflanzen aus der Atmosphäre, eventuell auch an das berühmte Jod. Zudem ergibt sich z. B. aus Befunden Nathansohns, daß Codien, Chaetomorphen, Bryopsis, Taonia, Ceramien usw. salpetersaure Salze erheblich speichern, wenn im Meerwasser nur 0,002 % davon vorhanden sind.

Auch Nathansohn betrachtet die Dinge in ähnlichem Sinne, er zeigt, daß überall, wo man suchte, noch so viel Stickstoff gefunden wurde (s. auch Ruppin), daß er für die ganze Planktonmenge ausreichte; demnach könne das Gesetz des Minimums, mit welchem Brandt ausgiebig operiert hatte, auf unseren Fall keine Anwendung finden.

Gran, Lohmann, Karsten u. a. wiesen ebenfalls darauf hin, daß an den Orten, die sie untersuchten, der Stickstoffgehalt unter allen Umständen auch für große Organismenmassen müsse ausreichend gewesen sein.

Die Einwände alle würden trotzdem nichts bedeuten, wenn von Brandt mit entsprechenden Zahlen könnte aufgewartet werden. Das ist aber nicht der Fall. Natterer konnte Salpetersäure im Mittelmeer wie auch im Roten Meer fern vom Lande kaum aufdecken. Nathansohn vermißte sie bei Neapel in der offenen See und fand sie nur in der Nähe des Landes. Salpetrigsaure Salze sind wohl etwas reichlicher vorhanden, aber doch so wenig, daß keine Zahlen gegeben werden konnten. Amberg fand im Katzensee nur Spuren von $NO_2$ und $NO_3$.

Das sind aber auch die einzigen Angaben über das Fehlen jener Verbindungen, die mir bekannt geworden sind; sonst sind sie überall aufgedeckt. In Süßwasserbehältern finden sich wechselnde Mengen. Chodat gibt auf Grund der Untersuchungen verschiedener Autoren für den Genfer See (Forel) 0,81 mg, für den Lac de Gerardmer 0,07 mg Salpeter pro Liter an, im Lac de Bourget steigt der Gehalt auf 1,5 mg, und in holsteinischen Seen findet Brandt 1—3 mg, in anderen sogar 3—12 mg pro Liter. Die Flüsse werden sich kaum anders verhalten.

Brandt findet in der Kieler Bucht 1—3 mg Salpetersäure pro Liter, Raben nennt für die Ostsee 0,2, für die Nordsee 0;2—0,3 mg. Gebbing gibt für dieselben Meere ähnliche Werte und berichtet zugleich, daß nach zahlreichen auf der Gauß-Expedition gesammelten Proben der Atlantische Ozean an der Oberfläche 0,1—0,2 mg beherberge — auch in den tropischen Anteilen desselben. Die Antarktis steigt freilich bis zu 0,45 bzw. 0,50 mg empor. In diesen Zahlen ist fast immer die Summe von $NO_2 + NO_3$ enthalten. Die beiden Verbindungen wurden zusammen bestimmt. Ist nun tatsächlich der Gehalt an diesen Säuren bzw. deren Salzen in warmen und kalten Meeren gleich, dann dürfte Brandts Hypothese vollends erledigt sein. Gazert freilich will das nicht ganz zugeben. Aber es ist doch sehr auffallend, daß nach Gebbing in der Kieler Bucht der N-Gehalt völlig unabhängig ist von der Masse des Planktons, denn dort fällt die Hoch-Zeit der Schwebeflora zusammen mit dem Maximum an $NO_2 + NO_3$, welches dort vom Juni bis August 0,22 mg pro Liter beträgt.

Wir haben bislang nur von Salpetersäure und verwandten Körpern gesprochen, aber andere Stickstoffverbindungen vernachlässigt. Diese fehlen im Wasser jedoch keineswegs. Unschwer bestimmbar sind die Ammonium-

verbindungen, und solche sind nach Gebbing in den meisten Meeren recht gleichmäßig gegeben. Der Gehalt an Ammoniakstickstoff schwankt nach ihm um 0,05 mg pro Liter. Raben findet in Nord- und Ostsee ähnliches. Er wie auch Brandt geben aus älteren Schriftstellern etwas andere Werte, die aber das Bild als solches kaum zu modifizieren vermögen [Ringer und Klinger].

Im Süßwasser ist Ammoniak ebenfalls vorhanden, z. B. gibt Amberg für den Zürichsee rund 0,02 mg im Liter an. Daneben aber lassen sich organische Stickstoffverbindungen aufzeigen; man spricht meist von Albuminoid-Ammoniak, und an solchem ergab der Zürcher See 0,06—0,08 mg im Liter je nach der Jahreszeit. Erheblich größere Mengen von beiderlei Substanzen gibt Kofoid für den Jllinois River an.

Auch Natterer wies Albuminoidverbindungen im Roten Meer nach und zeigte, daß die Menge derselben mindestens doppelt so groß ist als die des freien Ammoniaks, aber es zeigten sich auch erhebliche Schwankungen, die aus dem gleich zu Sagenden verständlich zu machen sind. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß die Albuminoidverbindungen aus den Zersetzungen herrühren, welchen die Eiweißmassen der absterbenden oder toten Zellen unterworfen sind. Das ist ein Prozeß, der sich, wie wir noch sehen werden, in gewaltigem Umfange vollzieht; und es ist wohl anzunehmen, daß in dem Abbau der Eiweißstoffe die Albuminoide Durchgangsstufen zu den einfachsten Ammoniumverbindungen sind, welche die Endprodukte der Eiweißgärung in einer bestimmten Richtung darstellen. Demgemäß werden sie in den Wässern nicht wahrgenommen werden, in welchen dieser ganze Abbau wenigstens zu einer bestimmten Zeit vollendet ist. So erklärt sich vermutlich die Tatsache, daß viele Forscher von ihnen nicht sprechen, wenn auch festgehalten werden muß, daß die Untersuchung sich wohl nicht immer auf den Albuminoidstickstoff ausdehnte.

Nun erhebt sich die Frage, ob die Ammoniumverbindungen verloren gehen können. Nathansohn wies wohl auf Grund der Beobachtungen älterer Forscher darauf hin, daß die Kohlensäure des Meerwassers zum Teil an Ammonium gebunden sei, und es finde ein ständiges Überdestillieren aus dem Seewasser in die Luft, vom Meere nach dem Festlande hin statt. Über den Umfang dieses Prozesses finde ich keine Angaben.

Man sollte glauben, daß die Zersetzung des Eiweiß in der See nicht mit den Ammoniumverbindungen abschließen, vielmehr genau wie im Erdboden schließlich zu Nitraten führen müsse. Es scheint dem aber doch so zu sein. Denn Gran vermißte die nitrifizierenden Bakterien in den nordischen Meeren, Nathansohn fand sie nicht im Golf von Neapel, fern vom Lande, und Gebbing geht so weit, ihre Anwesenheit auf hoher See allgemein zu leugnen. Vernons Angaben hält er für zweifelhaft und betont, daß die fraglichen Mikroorganismen von Baur, Thomsen u. a. immer nur auf dem Boden des Meeres gefunden seien, z. B. in dem Schlick des Golfes von Neapel, der Mudde der Kieler Bucht, am Grunde der Helgoländer Fahrrinne usw.

Wir haben in einem früheren Kapitel gezeigt, daß viele Algen ganz gut mit Ammoniumverbindungen fortkommen, deswegen kann man schon annehmen, daß die Planktonten diese auch im Meer verwerten können. Im Süßwasser wird es kaum anders sein. Pfenninger gibt an, daß im Zürichsee hohe Zahlen an albuminoiden Ammonium auf viel Plankton schließen lassen. Dabei scheint er allerdings auch die Bakterien mit im Auge zu haben. Wenn im Katzensee (s. 235) nur Spuren von Nitriten und Nitraten nachzuweisen waren, während sich Ammoniumverbindungen

ziemlich reichlich fanden, darf man annehmen, daß die Algen des Sees sich in erster Linie von $NH_3$-Verbindungen nähren. Freilich sehr klar liegen die Dinge noch nicht. Denn wenn der Ammoniakstickstoff im Meer so wenig schwankt wie Gebbing sagt, fragt man sich, wie er für die Algen verwertet werden könnte. Vielleicht aber kleben wir zu ängstlich an den Bilanzen. Der $CO_2$-Gehalt der Atmosphäre ist auch annähernd konstant, und dort geht den Landpflanzen nichts ab.

Im Anschluß hieran mag noch einer weiteren möglichen Stickstoffquelle gedacht werden. Reinke legt der Zuführung von Nitraten aus den Süßwässern in das Meer einen geringen Wert bei, ebenso bemißt er den Zuwachs an N., welchen der Regen bringt (pro Jahr durchschnittlich 1 mg im Liter Regenwasser), nicht hoch, glaubt vielmehr, daß in erster Linie stickstoffbindende Bakterien für den Ersatz des verbrauchten oder verlorenen Stickstoffes verantwortlich zu machen seien.

Benecke und Keutner fanden solche im Meerwasser reichlich, ebenso wies sie Keding an vielen Stellen nach. Benecke demonstrierte sie für den Golf von Neapel. Der verantwortliche Azotobakter wurde auf vielen Florideen und Phaeophyceen in dem Schleim gefunden, welcher die Oberfläche überzieht. Reinke dachte dann sogar an eine Symbiose, in welcher nicht bloß die braunen und roten Algen des Meeres, sondern auch die grünen Formen des Süßwassers mit Azotobakter leben sollten. Ein experimenteller Nachweis liegt nicht vor, und in letzter Zeit ist es von der ganzen Sache auch ziemlich still geworden.

Pütter glaubte, einen erheblichen Vorrat an organischen Substanzen in der See nachweisen zu können und meinte, daß sie wenigstens zum Teil Ausscheidungsprodukte von Algen seien. Henze hat aber dargetan, daß die quantitativen Bestimmungen Pütters irrig sind, und Lohmann ist den Bilanzrechnungen des Autors entgegengetreten. Auch sonst kehren Bedenken verschiedenster Art wieder, z. B. bei Brehm, Dieffenbach, Woltereck, Schaedel. Dabei scheint mir freilich nicht selten vergessen zu sein, daß organische Verbindungen doch häufig genug zugegen sein müssen; sie resultieren u. a. aus den Düngungen und vor allem aus der Zersetzung der abgestorbenen Zellen, wie das bezüglich des Albuminoidstickstoffes dargetan wurde. Von Zersetzungsprodukten organischer Natur werden die Bakterien leben, welche ja in Seen, Flüssen und Meeren nicht fehlen, und außerdem die farblosen Planktonten anderer Art, welche uns z. B. in Gestalt gewisser Dinoflagellaten begegnen. Lohmann fand sie in gewissen Regionen so massenhaft, daß die „Zehrer" an Zahl weitaus über die „Schaffer" dominierten. Der Befund läßt sich unter der Annahme verstehen, daß gelöste organische Stoffe zur Verfügung waren. Mir scheinen freilich diese Probleme die am wenigsten geklärten zu sein.

### Silicium.

Man hat vielleicht etwas viel nach dem Stickstoff geschaut. Karsten macht darauf aufmerksam, daß nicht immer dieselbe Verbindung im Minimum vorhanden sei und damit über die Masse des Planktons entscheiden müsse, es könnte im wechselnden Getriebe des Meeres bald der eine, bald der andere Stoff fehlen und damit seine Wirkung ausüben. Schon vor ihm haben die Forscher nach solchen Dingen gefahndet. Brandt hat nach dem Phosphor gefragt, und Nathansohn hat auch diesen Punkt gestreift, irgendetwas Bestimmtes läßt sich aber nicht angeben.

Die Kieselsäure ist wohl am genauesten von Raben bestimmt worden (hier auch weitere Lit.), sie findet sich im Wasser in Lösung, und die ge-

lösten Substanzen entstammen (Murray, Marpmann u. a.) aus den Schalen der abgestorbenen Diatomeen, welche beim Absinken langsam gelöst werden (s. a. Karsten). Raben fand nun in der Nordsee im Mai 0,5—0,6 mg $SiO_2$ im Liter Seewasser, im August 0,9, später 1,0 mg. Im November stieg der Gehalt auf 1,1 mg. Für die Ostsee ergaben sich ähnliche Zahlen. Auch daraus darf man schließen, daß in der Hauptvegetationsperiode die Kieselsäure zurückgeht.

Mag danach auch der Siliciumgehalt zeitweilig nennenswert verringert werden, so scheint mir doch auch für dieses Element nicht der Nachweis erbracht zu sein, daß er unter das zulässige Minimum sinke oder sich diesem auch nur nähere.

Wird aber wirklich das eine oder das andere Element durch gewaltige Planktonwucherungen in das Minimum gedrängt, so könnte daraus auch verstanden werden, weshalb die Diatomeenmaxima oft so plötzlich fast in das Gegenteil verkehrt werden, wie Karsten das will. Erwiesen ist auch das nicht, und wir werden den Gedanken kaum abweisen können, daß mehr als ein Faktor in den Gang dieser Ereignisse eingreift, wie das auch Nathansohn schon betont hat.

### 3. Erneuerung durch Vertikalzirkulation.

Wir haben uns bislang fast zu sehr an der Oberfläche bewegt und müssen deshalb einmal etwas in die Tiefen hinabsteigen.

Das Plankton lebt nicht ewig, die einzelnen Zellen sterben oft rapide ab, nach dem Tode sind sie nicht oder nur noch unvollkommen schwebefähig, sie sinken deshalb langsam aber unaufhaltsam auf den Boden der Gewässer.

In zahllosen Arbeiten kehren die Berichte über diesen sogenannten Leichenregen wieder. Ich greife nur einiges heraus. Nach Lozéron werden die schwebenden Protococcoideen des Zürichsees mit ihrem Plasma und Zellwänden gelöst, ehe sie den Boden des Sees erreichen, während die Diatomeenschalen wenigstens teilweise auf den Grund gelangen. Nach Wesenberg-Lund erreichen die Kieselskelette in seichten Seen den Grund, in tieferen und vor allem kalkreichen werden sie wenigstens teilweise gelöst. Ähnliches berichtet Karsten für die antarktischen Gewässer und für den Indischen Ozean. Nach ihm werden die Gürtelbänder mancher Arten leichter gelöst als die derberen Schalen. Auf alle Fälle häufen sich Reste der absinkenden Planktonten am Boden der Gewässer, und solche Ablagerungen, mögen sie von Diatomeen, Coccolithophoriden oder anderen Organismen herrühren, können eine gewaltige Mächtigkeit erreichen (s. z. B. Naumann).

Die vorerwähnte Lösung der Zellen bedeutet eine Umwandlung des Protoplasmas in einfachere Stickstoffverbindungen, einen Abbau der Zellulose zu einfacheren Kohlehydraten, eine Umwandlung der Kieselschalen in gelöste Siliciumverbindungen. Die Umsetzungsprodukte aber werden sich nicht in den oberen Schichten sammeln, sondern in dem Maße unten häufen, als die Leichen am Boden anlangen.

Brönsted und Wesenberg-Lund fanden denn z. B. auch im Furesee an der Oberfläche 0,002 mg $SiO_2$ im Liter, am Grunde aber mehr als 0,004 mg, also mehr als das Doppelte.

Wenn nun die Leichen jahraus jahrein in dichtem Regen ständig dem Boden zustreben, müssen die oberen Schichten eines stehenden Wassers immer mehr verarmen und schließlich nicht mehr das Minimum dessen

enthalten, was die zum Leben in ihnen gezwungenen Organismen nötig gebrauchen. Davon wird besonders das Plankton berührt, das Benthos wird, je tiefer es wurzelt, um so mehr Nahrung erhalten.

Wir haben nach NATHANSOHNS Vorgange einen Idealsee konstruiert, ein solcher existiert aber nur in der Theorie. In Wirklichkeit hilft die Natur sich und anderen, sie stürzt das Ideal dadurch, daß sie in irgendeiner Form Bewegung schafft. So können ein- und ausströmende Bäche und Flüsse die Stagnation aufheben und gewaltsam eine Erneuerung herbeiführen. Das mag besonders im Frühjahr zutreffen (WOLF, RUTTNER). BRÖNSTED und WESENBERG-LUND prüften dänische Seen und fanden beispielsweise an einem derselben folgenden Gehalt an Kieselsäure im Liter:

| | | |
|---|---|---|
| Einlauf . . . . | 0,0127 | mg |
| Seefläche . . . | 0,0045 | „ |
| Ausfluß . . . | 0,0063 | „ |

Danach gibt die einströmende Wassermasse einen Teil ihres gelösten Silikates an das Seewasser ab, sie wühlt auch sicher den Grund auf und schafft die unten liegenden Stoffe empor.

Im Lunzer See tritt infolge des Eintrittes der Schmelzwässer aus den Bergen eine Wassererneuerung ein. Diese dringen auf Grund ihrer Wärmeverhältnisse nur bis zu einer bestimmten Tiefe in den See vor, und so entsteht eine Oberschicht mit neuem, eine Unterschicht mit altem Wasser. Es zeigen sich aber erhebliche Konzentrationsunterschiede; das Schmelzwasser ist substanzärmer als das alte Seewasser, in Zusammenhang damit enthält es in ganz auffallender Weise viel weniger Plankton als die unter ihm lagernden Schichten. Hier zeigen sich also deutliche Beziehungen zwischen Planktongehalt und Leitfähigkeit des Wassers. Die Schichtung bleibt nicht dauernd erhalten, sie wird durch Zirkulationen ausgeglichen.

Gewässer ohne bemerkenswerte Zuflüsse besorgen die Mischung durch Vertikalzirkulation. Auf die Bedeutung derselben für das organische Leben hat nach AMBERGS Angabe zuerst WHIPPLE (1895) klar hingewiesen. WHIPPLES Arbeiten waren für mich nicht erreichbar. Im Winter und Frühjahr pflegt in großen und kleinen stehenden Gewässern eine annähernd gleiche Temperatur von der Oberfläche bis zum Grunde zu herrschen. Im Sommer wird das anders. Da finden wir, wie auch aus der untenstehenden Tabelle zu ersehen, bis zu 10 oder 20 Metern eine ziemlich gleichmäßig hohe Temperatur, dann sinkt dieselbe plötzlich derart, daß innerhalb weniger Meter eine Wärmedifferenz von drei und mehr Grad bemerkt wird. Diese Zone in den Seen bezeichnet man seit langem als die Sprungschicht (Thermokline). Wie sie zustande kommt, soll hier nicht untersucht werden. Oberhalb der Sprungschicht kann das Wasser in auf- und absteigender Bewegung sein. In ihr und unterhalb derselben ruht es. Nun finden BRÖNSTED und WESENBERG-LUND das Folgende:

| Tiefe | Temperatur | $SiO_2$ |
|---|---|---|
| 0 m | 12,8 | 0,0022 |
| 13 „ | 12,8 | 0,0016 |
| 17 „ | 12,8 | 0,0018 |
| 20 „ | 12,8 | |
| 23 „ | 9,6 | |
| 26 „ | 7,8 | |
| 30 „ | 7,4 | |
| 31 „ | | 0,0043 |

Der Kieselsäuregehalt in der Tiefe entspricht dem, was wir oben erwähnt haben.

Diese Schichtung bleibt bis zum Herbst erhalten, dann kühlen sich die Wassermassen oben ab und beseitigen die Sprungschicht durch ihr Absinken. Hand in Hand damit geht natürlich ein Ausgleich des Kieselsäuregehaltes durch alle Tiefen.

Solange in den Wassermassen, zumal in der Sprungschicht, Ruhe herrscht, entwickeln sich gern in der letzteren — das besprechen wir später noch genauer — Algen in großer Menge. Sind das Diatomeen, so zehren die an der dort vorhandenen Kieselsäure derart, daß sie, wie aus Fig. 664 zu ersehen, sehr merklich abnimmt. Wir haben dann zeitweilig eine silikatarme Schicht zwischen zwei anderen, welche an dieser Substanz reicher sind. Auch das kann sich nur im Sommer herausbilden, die Vertikalströmungen des Herbstes oder Winters gleichen alles aus und bringen auch in die Regionen, welche die Sprungschicht einnahm, neue Kieselsäuremengen.

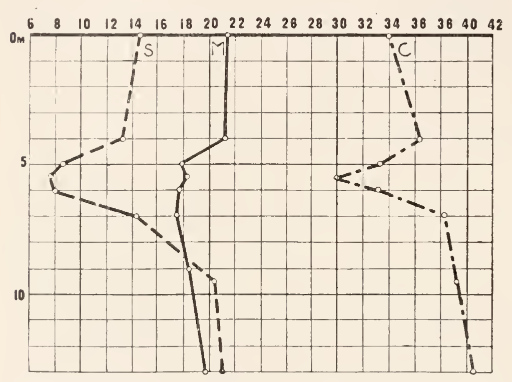



Fig. 664. n. Birge und Juday. Verteilung von Kieselsäure *(S)*, Magnesium *(M)* und Calciumcarbonat *(C)* im Beasley-See am 3. Aug. 1908.

Was mit der letztgenannten Substanz passiert, muß auch mit allen anderen Auf- und Abbauprodukten vor sich gehen. Ruttner zeigte z. B., daß unter gewissen Umständen eine besonders eisenreiche Schicht entsteht, an welche dann Trachelomonas und andere Eisenorganismen gebunden sind.

In der See kommen gewaltige Vertikalzirkulationen dort zustande, wo die großen Ströme, welche in den Meeren kreisen, einander berühren, und Nathansohn war es, welcher diese aufsteigenden Wassermassen für die Erneuerung der an Nährstoff verarmten Oberschichten verantwortlich machte, die nun imstande sind, auch ihr Plankton zu regenerieren. Da diese Strömungen von der Jahreszeit abhängen, beeinflussen sie auch die Periodizität der Algen.

Nathansohn sagt zur Sache folgendes:

„Die Irmingersee, der westliche Teil des nordatlantischen Ozeans, wird von dem westlichen Arm der Golfstromtrift und von dem ostgrönländischen Polarstrom sowie dem Labradorstrom umflossen, und in seiner Mitte mischen sich die Gewässer zu einer Wasserschicht von großer Homogenität, deren Salzgehalt von der Oberfläche bis zum Boden ungefähr den gleichen Wert von ungefähr 34,5 besitzt. Diese Gleichmäßigkeit der Konzentration ermöglicht nun eine thermische Vertikalzirkulation, die sich bis auf den Meeresgrund erstreckt. Das findet in der Tatsache seinen Ausdruck, daß die Temperatur der Oberfläche dieses Gebietes in allen Jahreszeiten fast konstant bleibt. Dies Gebiet ist es auch, welches zu den planktonreichsten der ganzen Erde gehört.“

Das Mittelmeer, nicht durch starke Strömungen ausgezeichnet, ist arm an Plankton, wo aber, wie in der Straße von Messina oder an der Küste von Algier, die Wassermassen stärker durcheinander gewirbelt werden, tritt sofort eine ausgiebige Planktonflora in die Erscheinung. Die fast stromlose Sargassosee enthält nur einen mäßigen Vorrat an schwebenden Organismen, die Planktonexpedition wies aber von einem Tage zum anderen eine gewaltige Steigerung der Schwebeflora nach, als das Schiff in das Auftriebgebiet des Äquatorialstromes hineinglitt und damit in den Tropengürtel gelangte, dessen Reichtum an Plankton gegenüber der Sargassosee ganz allgemein in die Augen springt.

Besonders reich an Organismen sind bekanntlich auch die Gewässer des hohen Nordens wie diejenigen der Antarktik. Nathansohn bringt das wieder in Zusammenhang mit den dort herrschenden Strömungen und weist besonders auf die Verhältnisse im norwegischen Nordmeere hin. Er sagt:

„Das erste Auftreten reichlichen, aus Diatomeen bestehenden Planktons nach der Winterruhe findet sich etwa im April in der Faeröer-Shetland-Rinne. Von da breitet es sich rasch nach Norden und nach Westen aus. Es besteht wesentlich aus arktischen, im Polarwasser einheimischen Formen und hat seinen Hauptsitz auch im Polarstrom und in den Grenzgebieten zwischen diesem und der atlantischen Strömung. Nach einigen Wochen verschwinden die Diatomeen aus dem Plankton so rasch wie sie darin erschienen waren und bleiben nur im Grenzgebiet zwischen den kalten und warmen Strömungen, wo sie in reichlicher Entwicklung den ganzen Sommer über zu beobachten sind. Im Hochsommer findet sich nun im Nordmeer ein zweites Diatomeenmaximum, das wesentlich aus atlantischen Formen besteht und auch im atlantischen Wasser seinen Hauptsitz hat; es pflanzt sich rasch nach Norden fort, und im August finden wir es in dem Spitzbergen bespülenden Ausläufer des Golfstroms.

Ein Blick lehrt uns, wie groß die Übereinstimmung zwischen den biologischen und hydrographischen Beobachtungen ist. Im Frühjahr finden sich die Hauptmengen der Planktondiatomeen im Polarwasser, das, wie wir eben gesehen haben, im Laufe des Winters eine starke Durchmischung mit Bodenwasser erfahren haben muß. Im Hochsommer aber, nachdem die Ausbreitung des Golfstroms über das kalte Wasser eine Aspiration aus der Tiefe in dessen Gebiet bewirkt hat, findet sich das Maximum an dieser Stelle. Vor allem bemerkenswert und für uns bedeutungsvoll sind jedoch die Verhältnisse an den Stromgrenzen. Die Tatsache, daß diese besonders organismenreich sind, ist wohl zum ersten Male von Sars gelegentlich der norwegischen Nordmeerexpedition konstatiert worden. Sie hat dann oftmals Bestätigung erfahren, so durch die Beobachtungen Grans und Cleves in demselben Gebiete und Ostenfelds in dem Meere zwischen Schottland, Island und Grönland."

Schon Gran hatte Vorrat bzw. Erschöpfung an Nährstoffen für diese Erscheinung verantwortlich gemacht, auch andere Forscher hatten auf den Fischreichtum an solchen Stellen aufmerksam gemacht, und so wird Nathansohns analoge Erklärung noch plausibler. In dem zuletzt erwähnten Fall tritt besonders auch die Abhängigkeit der Periodizität des Planktons von den Strömungen ganz augenfällig hervor. Nathansohn gibt dafür noch ein anderes Beispiel. Er fand an der Riviera auffallende Maxima im Diatomeenplankton. Diese erschienen Mitte bis Ende Januar und dann wieder zu Anfang März. Im Januar aber bewirkt Abkühlung des Oberflächenwassers ein Absinken des letzteren in die Tiefe und Emporsteigen

neuer Wasserschichten. Damit geht eine verstärkte Produktion an Diatomeen Hand in Hand. Anfang Februar wird die vertikale Wasserbewegung unterbrochen — die Algen treten zurück, im März macht sie sich erneut bemerkbar, weil die Oberfläche erneut abkühlt, alsbald zeigen sich auch die Diatomeen wieder in reicher Menge.

Paulsen berichtet, daß in dem Wasser über der Faeröbank ein anderes und reichlicheres (meist neritisches) Plankton gefunden wird als in dem tiefen Kanal, welcher die Bank von den Faeröern trennt. Reichliches Nährmaterial ist der Grund, dieses wird nach Paulsen dadurch herbeigeschafft, daß an den mehr weniger steil abfallenden Rändern der Bank Vertikalströme emporsteigen, welche Stoffe aus dem Grunde heraufbefördern. In ähnlicher Weise kann man die Diatomeenmassen verstehen, welche Lohmann auf der „Deutschland" an dem europäischen Kontinentalabfall beobachtete; hier stürzt unter Wasser der Boden von 200—300 m zu Tiefen von mehreren Tausend Metern ab, und auch hier können sich Vertikalströme entwickeln.

Sie mögen es auch sein, welche die den Küsten benachbarten Tiefen durchwühlen und zur Planktonproduktion besonders geeignet machen.

Wir werden anläßlich der Behandlung der Periodizität noch auf diese Fragen zurückkommen, weil ja alles das zeitlich begrenzt ist.

Nathansohn macht nun selber darauf aufmerksam, daß es Mischgebiete gibt, welche arm an Plankton sind. Diese Fälle aufzuklären, wird die Aufgabe der Zukunft sein. Von dieser muß auch eine genauere Prüfung der Nährstoffmengen erhofft werden, die im einzelnen zwar ganz gut fortgeschritten ist, aber doch nicht so systematisch durchgeführt werden konnte, wie es des Autors sehr fruchtbare Hypothese erheischt. Z. B. müßte untersucht werden, weshalb die Sargassosee die großen Büsche des Beerentanges ernährt, die Planktonten aber nicht. Vielleicht ergibt sich zugunsten der Auffassung Nathansohns, daß die Sargassobüsche an jenen Gebieten auch nicht normal wachsen, wie das an anderer Stelle weiter besprochen wird.

Nathansohns Theorie ist unabhängig von der Frage, das hat er selbst betont welche Nährstoffe in den Strömungen mitgeführt werden, um den Algen zur Nahrung zu dienen. Der Blick richtet sich natürlich auch hier auf die Stickstoffverbindungen, aber es gilt in bezug auf diese alles, was schon früher (S. 234) gesagt wurde; und ebenso muß, noch einmal hervorgehoben werden, daß Nathansohn genau wie Brandt voraussetzen muß, daß der eine oder der andere Nährstoff in das Minimum gedrängt wird.

Die Forschungen auf dem „Gauß" haben nach Gebbing erhebliche Differenzen im Gehalt an $NO_2 + NO_3$ in verschiedenen Tiefen gegeben. An der Oberfläche der Atlantik fand man 0,1—0,2 mg, bei 400 m schon 0,35 mg und noch weiter unten 0,4—0,6 mg.

Wenn nun diese so beladenen Wassermassen aus der Tiefe emporquellen, können sie schon eine erhebliche Wirkung auf die Massenentfaltung des Planktons ausüben. Aber es bleibt doch immerhin unklar, weshalb eine solche in den fraglichen Gebieten nicht schon bei 0,2 mg eintritt, denn diese Menge genügt ja in anderen Meeresabschnitten schon für eine Hochproduktion. Aber es greifen gewiß eine Menge von Faktoren ineinander, und Gebbing bemerkt z. B., daß Liebigs Gesetz vom Minimum meistens nicht richtig wiedergegeben werde, es komme auch nach Liebig selber nicht das Minimum an Nährstoffen als solches in Frage, sondern auch der Widerstand, welcher sich der Ausnutzung der vorhandenen Stoffe durch die Pflanze entgegensetze. Letzteren in Rechnung zu setzen, wird nicht ganz leicht sein.

### c) Die gelösten Gase.

Für das Verständnis des Pflanzen- und Tierlebens im Süß- und Seewasser ist es naturgemäß von grundlegender Bedeutung, den Gehalt an Sauerstoff und Kohlensäure zu kennen. Deshalb sind die Wasser fast aller Binnenseen und Meere teils von festen Stationen, teils von Schiffen aller Flaggen aus auf ihren Gasgehalt geprüft worden. Anfänglich waren die Analysen vielfach etwas kursorisch, wie das nicht anders zu erwarten; im Lauf der Zeit aber haben sich die Forscher immer mehr in die Untersuchung dieser Fragen vertieft, haben bestimmte Gewässer, wenn auch nicht tagtäglich, so doch in kurzen Abständen geprüft, um auf diese Weise womöglich die Ursachen für das lokale und periodische Auftreten der Organismen im Wasser herauszufinden. Mir scheint, es sei immer noch nicht ganz geglückt, alles in dieser Richtung zu klären, wie das z. B. Birge und Juday betonen, aber es sind doch mancherlei Anhaltspunkte gewonnen worden.

Auskunft bezüglich des Seewassers verschaffen die Berichte und Abhandlungen über die Meeresforschung der verschiedenen Länder und vor allem auch die Untersuchungen von Petterson, Ekman, Knudsen, Ostenfeld, Cleve, Bruno Schulz u. a. Über große und kleine Süßwasserseen, über Tümpel und Gräben sind die Angaben Legion, sie sind aber in der Literatur so zerstreut, daß es mir ganz unmöglich ist, hier alles aufzuführen; knüpfen die Untersuchungen doch meistens an die Planktonforschung an, an ein Gebiet, das nur der Spezialist völlig beherrschen kann. Als Quellen nenne ich Whipple und Parker, Baldwin und Whipple, Kofoid, Brown, Birge und Juday, Legendre, Voigt, Thienemann, Brönstedt, Wesenberg-Lund, Huitfeld-Kaas, Schickendantz, Pfenniger, Suchland.

Wenn ich die amerikanischen Forscher voranstellte, so geschah das, weil sie meines Wissens die umfassendsten Arbeiten gerade über die uns hier beschäftigende Frage gemacht haben, wurden doch von einigen derselben über 150 Seen mehrere Jahre hindurch sorgfältig auf ihren Gehalt an Sauerstoff, Kohlensäure usw. geprüft. Besonders geschah das durch Birge und Juday mit den Seen des Staates Wisconsin, auf sie werden wir deshalb oft zurückgreifen müssen.

#### α) Der Normalgehalt.

Sauerstoff und Stickstoff.

Im Bodenseewasser, das in 2 m Tiefe bei 14° und 725 mm Barometerstand geschöpft war, fand Hoppe-Seyler 13,25 ccm Stickstoff und 6,73 ccm Sauerstoff pro Liter. Daraus ergeben sich 33,67 % des Gesamtvolumens beider Gase an O. Legt man nun die experimentell festgestellten Absorptionskoeffizienten (s. z. B. Dittmar, Hoppe-Seyler, Whipple and Parker, Birge and Juday) von $O_2$ und $N_2$ für chemisch reines Wasser zugrunde, so berechnet sich aus diesen bei gleicher Temperatur und gleichem Barometerstand der Quotient $\frac{O_2}{N_2} = \frac{33,6}{66,4}$, und damit ist erwiesen, daß sich das Oberflächenwasser in der Regel aus der überlagernden Luftschicht mit O und N sättigt in Abhängigkeit allein von der herrschenden Temperatur und dem zur Zeit gegebenen Barometerstand. Die wenigen im Bodensee gelösten Salze beeinflussen den Prozeß nicht, und, was wichtiger ist, auch die Salze des Meeres üben in praxi keinen merklichen Einfluß auf die Masse der absorbierten Gase aus, denn die Challenger-Expedition fand z. B. 33—35% $O_2$, Jacobsen gibt für die Nordsee 33,64—34,14 % an und Tornoe für

die nordischen Meere bis zu 35,64 %. Diese geringen Abweichungen können das obige Gesetz ebensowenig stören wie die Befunde von WALTER (s. FOREL), der im Genfer See 31,4 % des Gasgemenges als Sauerstoff bestimmte.

Um einen Überblick über die Verteilung des Sauerstoffes auf verschiedene Tiefen zu gewinnen, gebe ich hier eine Tabelle, welche mir von der biologischen Anstalt in Staad am Bodensee brieflich mitgeteilt wurde. Sie gründet sich auf Untersuchungen von SCHMALZ. Es handelt sich um die Seemitte zwischen Meersburg und Bottighofen. Die Untersuchung fand statt am 4. April 1921. Es bedeutet $O_2$ den in der Analyse ermittelten Sauerstoffgehalt, $O'_2$ die Sauerstoffmenge, welche theoretisch zur völligen Sättigung des Wassers bei der entsprechenden Temperatur erforderlich gewesen wäre, $O_2$ % die Prozente der Sättigung.

| Tiefe in m | $O_2$ | $O'_2$ | $O_2$ % |
|---|---|---|---|
| 0 | 7,980 | 7,903 | 101 |
| 5 | 8,032 | 8,006 | 100 |
| 10 | 8,046 | 8,057 | 100 |
| 15 | 8,116 | 8,100 | 100 |
| 20 | 8,039 | 8,168 | 98,5 |
| 35 | 7,952 | 8,316 | 95,5 |
| 50 | 7,951 | 8,339 | 95 |
| 100 | 7,761 | 8,376 | 92,5 |
| 150 | 7,559 | 8,376 | 90,5 |
| 160 | 7,526 | 8,376 | 90 |

Man sieht sofort, daß an der Oberfläche eine Übersättigung mit Gas Platz greift, während mit zunehmender Tiefe ein geringes Sauerstoffdefizit zu verzeichnen ist. Diese Tatsache stellte schon HOPPE-SEYLER fest, der früher den Bodensee untersuchte, FOREL wies gleiches für den Genfer See nach usw. Im Meer ist es ähnlich. Bei Neapel fand HOPPE-SEYLER 4,4 ccm $O_2$ in 590 m Tiefe, und NATTERERS Analysen ergaben für das Mittelmeer bei 3600 m 4,07 ccm $O_2$. Diese Forscher berechneten das Verhältnis von $\frac{O_2}{N_2}$ und fanden so das $O_2$-Defizit, welches in diesem Sinne im Mittelmeere bei 6—700 m 1—1,5 % betrug. TORNOE wies in gewissen nordischen Meeresabschnitten bei 120 m noch den normalen $O_2$-Gehalt nach, aber unterhalb dieser Zone stellte sich auch hier ein leichter Fehlbetrag ein.

### Kohlensäure.

Für die Kohlensäure gilt in vieler Beziehung ganz ähnliches wie für die vorher besprochenen Gase. Im Meerwasser von 3,5 ‰ Salzgehalt fanden die (S. 243) genannten Autoren ziemlich konstant etwa 97 mg $CO_2$ im Liter; davon entfallen auf Karbonate rund 53 mg, auf Bikarbonate 44 mg. TORNOE, JACOBSEN u. a. hatten geglaubt, daß mit obigen Zahlen der $CO_2$-Gehalt des Meeres erschöpft sei, daß sie also ausschließlich gebunden vorkomme. HAMBERG, KROGH u. a. aber zeigten, daß tatsächlich auch freie Kohlensäure gegeben ist, freilich nur wenig, nämlich in ungefähr 1 % der gesamten Menge. Zu solchen Befunden stimmen nun wieder diejenigen von HOPPE-SEYLER. Dieser fand im Bodensee 100—107 mg $CO_2$ pro Liter, davon waren 7—8 mg frei, 46—48 mg als Karbonat und etwa ebensoviel als Bikarbonat vorhanden.

Aus solchen Angaben geht hervor, daß Salzgehalt und $CO_2$-Menge durchaus nicht konform gehen, und HAMBERG hat auch besonders betont,

daß bei Verdünnung des Meerwassers der Kohlensäuregehalt durchaus nicht entsprechend der Verdünnung sinken muß. Ich fand denn auch in Ostseewasser von 1,2% Salz 47,5 mg Karbonat, 25 mg Bikarbonat pro Liter.

An welche Basen die Kohlensäure gebunden ist, läßt sich bei dem ziemlich komplizierten Salzgemenge, das im Wasser gelöst ist, kaum sagen. Im Süßwasser macht man den Kalk verantwortlich, im Seewasser Alkalien. Wie man sich das zu denken habe, setzt für den letzteren Fall Hamberg auseinander (s. auch Ditmar, Nathansohn, Angelstein u. a.).

Das Seewasser reagiert, wie lange bekannt (s. Tornoe, Ditmar, Leder [Ringer] u. a.) alkalisch, offenbar weil die Bikarbonate in geringerer Menge zugegen sind als die Karbonate. Im Süßwasser, z. B. im oben erwähnten Bodensee, sind vielfach beide Substanzen gegeneinander ausgeglichen, und damit ist die neutrale Reaktion gegeben; werden aber die Bikarbonate aus irgendeinem Grunde ganz oder teilweise verbraucht, so wird auch das Süßwasser alkalisch, diese Reaktion aber schlägt in sauer um, wenn freie $CO_2$ im Überschuß erscheint. Alles das sind häufige Erscheinungen, welche im engsten Zusammenhang mit Verlust und Ersatz der $CO_2$ stehen.

Der Gehalt natürlicher Wässer an Kohlensäure wird durch die über ihnen lagernde Atmosphäre stark beeinflußt. Auf Grund alter Schlösingscher Angaben wiesen neuerdings Legendre, Nathansohn u. a. darauf hin, daß bei der ständigen Berührung der Meeresoberfläche mit der Luft ein ständiger „Übergang von Kohlensäure aus dem einen Gebiet in das andere erfolgen müsse, je nachdem es die Konzentrationsverteilung verlangt“. „Wir müssen als Hauptsache im Auge behalten, daß jedes dieser Lösungsgemische bei einer bestimmten Temperatur einen bestimmten Gehalt an freier Kohlensäure besitzt, die ihnen einen gewissen Kohlensäuredruck verleiht.“

Das gilt in erster Linie für Meere und größte Binnenseen, in welchen die Menge der Lebewesen gegen die Wassermassen stark zurücktritt, in kleineren Gewässern aber, in welchen Zahl und Größe der Organismen in ganz anderem Verhältnis zu der sie umgebenden Flüssigkeit steht, sind diese es, welche Verlust und Ersatz der Gase oft stark beeinflussen.

### β) Die Störungen des Gleichgewichts.

Mit den umfassendsten Abweichungen vom normalen Sauerstoffgehalt hat uns die Fahrt der „Deutschland“ bekannt gemacht. Lohmann sagt darüber auf Grund der von ihm benutzten Beobachtungen Brenneckes und der Angaben von Schott:

„In den kalten und pflanzenreichen Gebieten hoher Breiten wird das sauerstoffreiche Oberflächenwasser in die Tiefe geführt und dabei infolge der Atmung der Organismen immer ärmer, je weiter es sich von seinem Ursprung entfernt und dem Äquator nähert. Hier hat es in 1500 m Tiefe nur noch 3—4 ccm Sauerstoff im Liter gegenüber 7—8 ccm im kalten Oberflächenwasser. Indem aber nun unter dem Äquator der Auftrieb das Tiefenwasser zur Oberfläche emporführt und das äquatoriale Oberflächenwasser polwärts strömt, entsteht zu beiden Seiten des Äquators, zwischen 100 und 600 m Tiefe etwa, je ein in senkrechter Ebene laufender Kreisstrom, dessen Kerngebiet an der Zirkulation nur wenig Anteil nimmt. Hier wird das Wasser kaum erneuert, und sein Sauerstoffgehalt sinkt daher auf ein Mindestmaß von 1—2 ccm im Liter hinab, während randwärts mit Zunahme des Anteiles an der Zirkulation auch der Sauerstoffgehalt wächst.“

Vergleicht man damit die Bestimmungen des Planktons, so finden sich in bekannter Weise die meisten Formen in Nord und Süd fern vom

Äquator. Aber auch in unmittelbarer Nähe desselben sind die Zahlen nicht ganz gering. Das Minimum der Produktion liegt in 0—100 m Tiefe zwischen dem 10. und 20. Breitegrad sowohl nördlich als südlich vom Äquator. LOHMANN vermag aber dafür nicht den Sauerstoffgehalt verantwortlich zu machen. Das ist auch begreiflich, denn es sind in den oberen 200 m immer noch 3—5 ccm $O_2$ im Liter vorhanden, und das pflegt für die meisten Organismen durchaus zu genügen.

BIRGE und JUDAY haben zwei Typen von Gewässern unterschieden; solche, in welchen der Gasgehalt in allen Schichten ungefähr gleich ist und andere, in welchen sich derselbe in der Tiefe ganz außerordentlich verändert. Zu dem ersten zählen die tiefen und sehr tiefen Seen und Meeresabschnitte, die wir oben erwähnten, und noch viele andere. Aber es zählen dazu auch flache Süßwasserseen. In manchen der hierher gehörigen Gewässer wird die gesamte Wassermenge vom Boden bis an die Oberfläche durch Vertikalströmungen in Bewegung gehalten, gleichsam ventiliert.

In anderen aber ist der Gasgehalt in verschiedenen Tiefen etwas verschieden, z. B. entnehme ich einer Schrift von PETTERSON die folgende Tabelle. Es enthielt das Skagerrack in seiner Mitte:

| in Tiefe von | $O_2$ |
|---|---|
| 5 m | 5,7 ccm |
| 10 „ | 8,0 „ |
| 20 „ | 8,1 „ |
| 200 „ | 6,2 „ |
| 300 „ | 6,3 „ |
| 560 „ | 6,1 „ |

Diese Unterschiede im Sauerstoffgehalt sind dadurch bedingt, daß Wasserschichten verschiedener Herkunft übereinander gelagert sind. Da überall die Sauerstoffmenge für Pflanzen ausreicht, sind diese Zahlen für uns von geringerem Interesse, so bedeutungsvoll sie auch für die Hydrographie sein mögen.

Weit stärker wirkt auf die Pflanzen die Gasverteilung in dem zweiten von BIRGE und JUDAY aufgestellten Typus, bei welchem eine am Grunde ruhende Wassermasse von einer oder mehreren bewegten Schichten mindestens zeitweilig bedeckt wird. Wir greifen zunächst den Gullmar-Fjord heraus, den PETTERSON behandelt hat (s. auch HJORT u. GRAN). Bestimmt wurde der Gasgehalt im Fjord selber und außerdem im Skagerrack vor der Mündung des Fjords. Man fand:

| Vor dem Fjord am 17. Febr. 1890 | | Im Fjord am 17. Febr. 1890 | | | Im Fjord am 26. Aug. 1890 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tiefe in m | ccm $O_2$ | Tiefe in m | ccm $O_2$ | ccm $CO_2$ | Tiefe in m | ccm $O_2$ | ccm $CO_2$ |
| | | 30 | 6,9 | 40,3 | 30 | | |
| 40 | 6,46 | 50 | 5,6 | 47,5 | 50 | 5,2 | 47,4 |
| | | 70 | 2,5 | 50,3 | 70 | 4,8 | 49,3 |
| | | 100 | 2,2 | 51,6 | 100 | 4,5 | 48,9 |
| | | 130 | 1,9 | | 130 | 3,8 | 49,7 |
| 140 | 6,41 | 140 | 1,6 | | 140 | | |

Das Wasser des Skagerracks mit seinem gleichmäßigen Sauerstoffgehalt war ventiliert, das des Fjordes dagegen stagnierte längere Zeit. In seinen unteren Regionen sind Organismen tätig gewesen, welche den Sauerstoff verbrauchten und $CO_2$, daneben auch $H_2S$ und ähnliche Abbauprodukte

der Organismen produzierten. Schließlich würde der Sauerstoff vielleicht ganz schwinden, wenn nicht das Wasser ausgewechselt würde. Zu anderen Zeiten (z. B. am 26. August 1890) fand man nämlich andere Werte, der Sauerstoff weist dann auch am Grunde kein oder ein geringes Defizit auf. Es handelt sich um eine unterseeische Mulde, welche durch eine unter Wasser liegende Barre teilweise vom Skagerrack getrennt ist. In ihr ist das Wasser zeitweilig gleichsam von der Welt abgeschnitten, von Zeit zu Zeit bricht aber aus irgendeinem Grunde Wasser anderer Herkunft über die Barre hinweg in die Mulde ein. Das verbrauchte Wasser wird ausgespült, wie wenn man ein Kulturgefäß reinigt; und wie im kleinen, werden auch im großen die vorhandenen Organismen teilweise oder ganz durch andere ersetzt. Derartige Mulden kommen in verschiedenen Meeresabschnitten vor, Krümmel stellt einiges darüber zusammen, gutes Material findet sich auch bei Petterson und Ekman [Jacobsen].

Aus neuester Zeit setze ich noch eine Tabelle von Bruno Schulz hierher. Sie wurde gewonnen an der Südwestseite der norwegischen Rinne, westlich von Kap Lindesnaes.

| Tiefe m | Temp. | $O_2$ | $O_2$% | Freie $CO_2$ |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 12,10 | 6,14 | 101 | 0,3 |
| 5 | 12,02 | 6,32 | 103 | 0,3 |
| 10 | 12,00 | 6,36 | 104 | 0,4 |
| 50 | 9,16 | 5,96 | 93 | 0,5 |
| 100 | 7,84 | 5,59 | 85 | 0,6 |
| 107 (Boden) | 7,84 | | | |

Die Zusammenstellung erweckt unser Interesse, weil sie deutlich zeigt, wie der Sauerstoffgehalt unterhalb der Sprungschicht ziemlich plötzlich abnimmt. Diese Tatsache wird uns noch weiter unten beschäftigen. Die Schichtung wird im Winter meist verwischt.

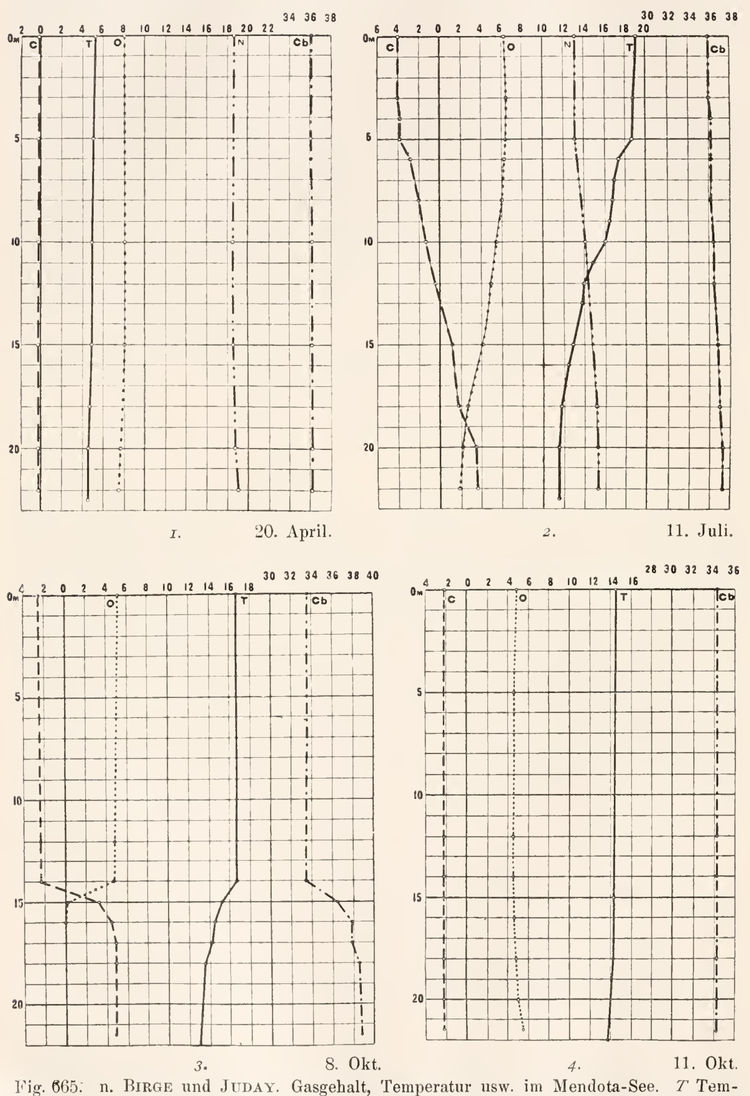
Es gibt aber natürlich auch Meere, in welchen sie dauernd vorhanden ist, wo also eine Ausspülung unterbleibt. Als Beispiel hierfür wird meistens das Schwarze Meer angeführt, das Lebedinzeff (zitiert nach Birge u. Juday) untersuchte. Der Sauerstoff findet sich hier nur bis zu einer Tiefe von 183 m, und demgemäß ist das organische Leben schon hier erstorben, obwohl das Lot sehr viel tiefer hinabsinkt. Der genannte Forscher erklärt dies aus dem Umstande, daß in den Tiefen jenes Meeres Wasser von höherem Salzgehalt lagert, das nicht durch Strömungen emporgeführt wird und sich deshalb auch nicht von neuem mit Sauerstoff sättigen kann. An Stelle des $O_2$ tritt Schwefelwasserstoff, der Fäulnisprozessen sein Dasein verdankt.

Ganz ähnlich liegen die Dinge im Mofjord bei Bergen nach Kniep. $O_2$ findet sich nur bis zu 60 m Tiefe, weiter unten wird er durch $H_2S$ abgelöst. Änderungen treten kaum ein, da die Barre an der Fjordmündung so hoch liegt, daß über ihr nur 2 m Wasser vorhanden sind.

Analoge Erfahrungen machte man, soweit es die Schichtung betrifft, mit europäischen, nordamerikanischen usw. Binnenseen. Aus dem vielen Material, welches vorliegt, greife ich Untersuchungen über die Wisconsinseen heraus, weise aber auch auf Thienemann, Schickendantz, Ruttner u. a. hin.

In den fraglichen Gewässern findet sich in der warmen Jahreszeit eine Sprungschicht, welche im Hochsommer ungefähr bei 10—15 m Tiefe liegt und natürlich abhängig ist von allerlei äußeren Faktoren. Im Herbst (Oktober) sorgen Vertikalströmungen dafür, daß Temperatur und

Gasgehalt in allen Tiefen ausgeglichen werden. Der Gasgehalt wechselt im Winter unter dem Eise ein wenig, wird aber im Frühjahr erneut durch Strömungen ausgeglichen, und Ende April ergibt sich z. B. eine völlig




*1.* 20. April. *2.* 11. Juli.

*3.* 8. Okt. *4.* 11. Okt.

Fig. 665. n. Birge und Juday. Gasgehalt, Temperatur usw. im Mendota-See. *T* Temperatur, *O* Sauerstoff, *N* Stickstoff, *Cb* Carbonat. *C* rechts von der Null-Linie bedeutet freie $CO_2$, links von derselben das $CO_2$-Defizit (s. Text).

gleichmäßige Verteilung bis auf den Grund, wie sie Fig. 665, *1* angibt. Einige Seen entbehren der völligen Durchmischung, bei ihnen bleibt auch im Winter eine Schichtung erhalten.

Im Sommer aber wird vieles wieder radikal geändert. Der Stickstoffgehalt erfährt keine nennenswerte Verschiebung, ebenso bleiben die Monokarbonate annähernd konstant. Der Sauerstoff und die freie Kohlensäure zeigen dagegen eine ständige Abnahme; diese beginnt in den oberen Schichten und schreitet in dem Maße nach unten vor, als die Erwärmung des Wassers fortschreitet und damit auch die Sprungschicht nach unten verlegt wird (Fig. 665, *2*).

Bis zum Herbst erreicht diese die Tiefe von 10—15 m, und aus Fig. 665, *3* ergibt sich, daß in der Thermokline auch eine Sprungschicht für die gelösten Gase ungemein scharf hervortritt. Oberhalb derselben ist in allen Lagen Temperatur und Gasgehalt gleich, unter ihr aber ergeben sich starke Abweichungen.

Das alles wird beseitigt, wenn im Herbst starke Winde das Wasser durchwühlen oder wenn durch die Temperaturerniedrigung an der Oberfläche die Vertikalzirkulation einsetzt.

Die Kohlensäure-Kurve fällt in den Abbildungen der Fig. 665, *3* besonders auf, sie verläuft bis zur Sprungschicht links von der Nullinie, unterhalb derselben rechts davon. Das hat folgenden Sinn. Wir sahen schon oben, daß bei Abnahme der freien $CO_2$, welcher ja auch immer eine Zersetzung der Bikarbonate folgt, im Wasser eine alkalische Reaktion hervorgerufen wird, eben durch die Bildung von Karbonaten. Die Kurven links geben nun an, wieviel $CO_2$ erforderlich ist, um wieder eine neutrale Reaktion herbeizuführen, d. h. um die Karbonate in Bikarbonate umzuwandeln.

Die Vorgänge unterhalb der Sprungschicht wird man aus Fig. 666 leichter verstehen. Was schon in Fig. 665 erkennbar war, wird hier noch deutlicher: der Sauerstoff erfährt eine gewaltige Abnahme, er schwindet in kurzer Frist ganz und gar bis hinab auf den Grund. Diese Abnahme muß man auf Oxydationsprozesse schieben, welche sich hier vollziehen. Es sinkt ja genug organisches Material ab, welches den Bakterien den Boden ebnet. Die freie Kohlensäure (Fig. 666, *2*) nimmt in den Regionen, bis zu welchen die Sprungschicht nicht hinabdringt, im Mai zu und hält sich dann wechselnd auf 2—5 ccm. Sie steht in offensichtlicher Abhängigkeit von den Zersetzungsprozessen am Boden, welche am Sauerstoff zehren, aber $CO_2$ liefern. Die Tiefen von 10 und 12 m etwa werden je nach dem Wetter in die vom Wind ausgelösten Zirkulationen der Oberschichten einbezogen, deshalb wird hier die freie $CO_2$ bald verbraucht, bald wieder aufgefüllt.

Andere Seen verhalten sich ähnlich. Der $CO_2$-Gehalt kann die angegebenen Zahlen erheblich übersteigen, wenn viel organische Materie zersetzt wird. So fanden die amerikanischen Forscher in einigen ihrer Seen 33 ccm, ja 49 ccm $CO_2$ im Liter.

Thienemann und Schickendantz hatten für deutsche, Brönstedt und Wesenberg-Lund für dänische Seen und Seengebiete ähnliche Wahrnehmungen gemacht. Sie finden außerdem mancherlei Übergänge zwischen den beiden Typen, welche Juday herausgehoben hatte. Ebenso zeigte Suchlandt, daß der Davoser See wohl eine Mittelstellung einnimmt, denn er hat auch im Sommer reichlich Sauerstoff in der Tiefe. Das alles kann nicht überraschen, weil ja jedes Gewässer seine besondere Konfiguration

und seine besondere Fauna und Flora, seine „Individualität" hat, wie MURRAY ganz hübsch sagt.

Wir versuchen jetzt, die oben beschriebenen und auch manche anderen Abweichungen vom normalen Gasgehalt in ihren Ursachen klar zu legen, und fragen sofort, welches Material die Wasserpflanzen in der Photosynthese verarbeiten.

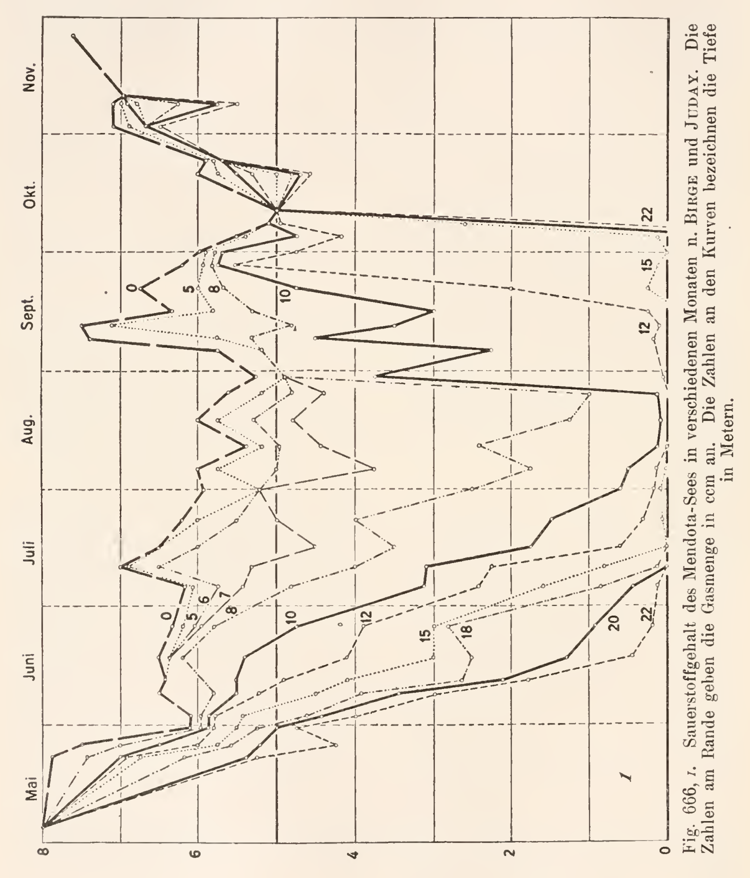



Fig. 666, I. Sauerstoffgehalt des Mendota-Sees in verschiedenen Monaten n. BIRGE und JUDAY. Die Zahlen am Rande geben die Gasmenge in ccm an. Die Zahlen an den Kurven bezeichnen die Tiefe in Metern.

Zur Verfügung steht ja Karbonat, Bikarbonat und freie Kohlensäure. Zieht man die gesamte verfügbare $CO_2$-Menge im Wasser in Betracht, so beläuft sich diese auf das 150fache dessen, was den Landpflanzen zur Verfügung steht. Das scheint zunächst sehr günstig für die Algen zu sein. NATHANSOHN macht aber darauf aufmerksam, daß in Wasser und Luft die direkt benutzbare Kohlensäure annähernd die gleiche sei, es hänge das allein ab von der Tension derselben in den beiden Medien (vgl. auch BRUNO SCHULZ). Denn, so meint er, auch die Wasserpflanzen können nur die

freie $CO_2$ verarbeiten. Die Bikarbonate sind direkt nicht verwertbar, sind aber ein wertvolles Reservoir, insofern aus ihnen immer neue Kohlensäure frei abgespalten wird, welche dann der Assimilation von Algen usw. dient. Diese Auffassung stimmt nicht ganz überein mit dem, was Pringsheim, Hassak und neuerdings Angelstein fanden. Nach diesem kann $KHCO_3$ oder $NaHCO_3$ direkt von den untergetauchten Gewächsen verwendet werden.

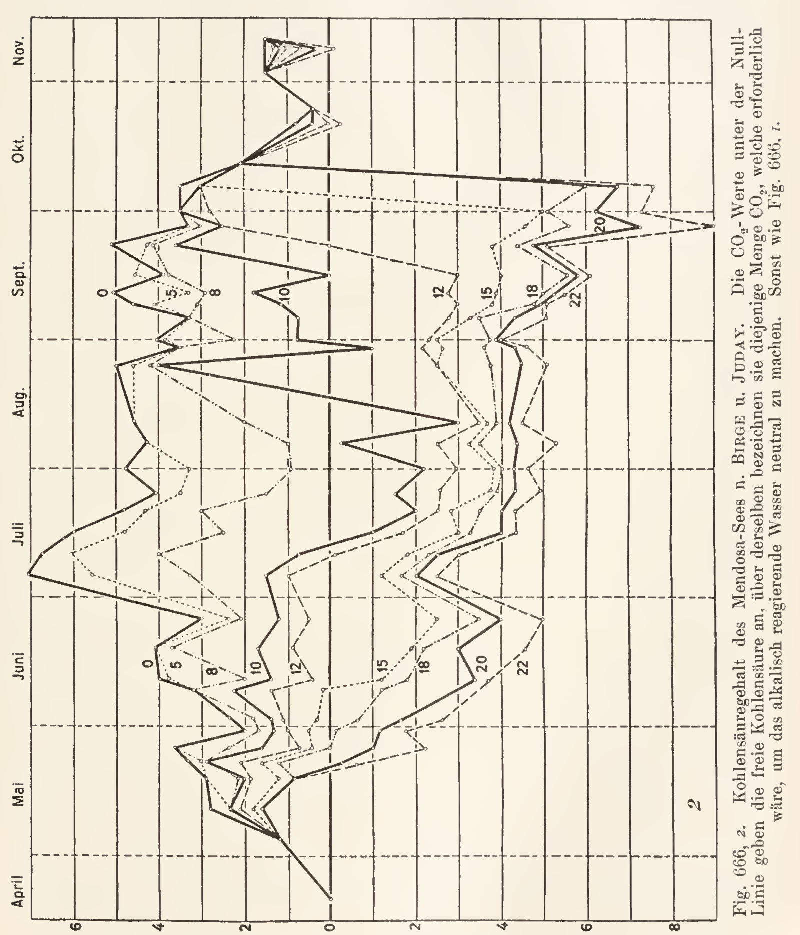



Fig. 666, 2. Kohlensäuregehalt des Mendosa-Sees n. Birge u. Juday. Die $CO_2$-Werte unter der Null-Linie geben die freie Kohlensäure an, über derselben bezeichnen sie diejenige Menge $CO_2$, welche erforderlich wäre, um das alkalisch reagierende Wasser neutral zu machen. Sonst wie Fig. 666, 1.

Mag dem sein wie ihm wolle, auf alle Fälle wird bei starker Photosynthese der Wasserpflanzen infolge des Verbrauchs von Bikarbonat im umgebenden Medium das Karbonat vermehrt und damit eine alkalische Reaktion eingeleitet. Über diese haben außer den erwähnten Forschern auch Benecke, Klebs u. a. berichtet. Sie spielt in den unten zu besprechenden Seenforschungen eine erhebliche Rolle.

Eine auffallende Tatsache ist es, daß nicht alles Bikarbonat für die Photosynthese aufgebraucht wird, SEYLER, NATHANSOHN und viele andere stimmen darin überein. Abweichungen ergeben sich insofern, als das Verhältnis von Bikarbonat zu Karbonat, das eben noch Assimilation zuläßt, verschieden angegeben wird. ANGELSTEIN sagt, es sei 1:2. Nach BIRGE und JUDAY kann für Ulva der Bikarbonatgehalt auf ein Fünftel, bei Planktonalgen auf ein Sechstel des Gesamtvorrates an diesem Salz sinken, ehe die Photosynthese aufhört. NATHANSOHN und ANGELSTEIN haben sich über die theoretische Seite der Frage noch weiter unterhalten. Für unsere Praxis genügt die einfache Feststellung der Tatsache.

Um die Sachlage weiter zu klären, mag zunächst an KNAUTHES Feststellungen erinnert werden, wonach in kleinen Teichen, Tümpeln und Gräben bei starker Durchwärmung Mangel an Sauerstoff eintritt. Das ist nicht verwunderlich, und ebenso klar in ihren Ursachen ist DEVAUXS und vieler anderer Beobachtung, wonach auf dem Boden der Gewässer liegende Pflanzenteile, Holzstückchen usw. infolge Erwärmung des Wassers emporsteigen. Mit Lebensprozessen hat das nichts zu tun; die frei werdenden Gase heften sich an die festen Teile und tragen sie empor.

Aber auch die lebende Zelle ist an solchen Vorgängen beteiligt. Sobald infolge intensiver Assimilationsarbeit Sauerstoff im Überschuß produziert wird, oder aus anderen Gründen andere Gase von den Zellen selbst hergegeben werden, müssen Gasblasen auftreten und an der Oberfläche der Algen bemerkbar werden. Sie lösen sich los und steigen isoliert empor, häufig aber haften sie an der Oberfläche der Zellen, werden zwischen verschlungene Fäden und Zweiglein festgeklemmt, vereinigen sich auch zu größeren Blasen und reißen dann die ganzen Algenmassen, soweit sie nicht festgewachsen sind, mit empor. So steigen besonders an sonnigen Frühlingstagen Spirogyren, Zygnemen usw. an die Oberfläche von Gräben, Tümpeln und Seen; andere Formen (z. B. Hydrodictyon) zeigen zu anderen Zeiten dieselbe Erscheinung, und das Emporsteigen der Enteromorphen ist nur insofern verschieden, als bei diesen die Gase in den inneren Hohlraum hinein abgeschieden werden.

Haften die Gasblasen nicht allzu fest, dann lösen sie sich nach ziemlich kurzer Zeit los, und die Algen können bei Dunkelheit wieder abwärts sinken, d. h. sobald die äußeren Bedingungen für die Erzeugung neuer Gasblasen aufhören. Am Morgen kann wieder ein Emporsteigen erfolgen.

In den erwähnten Fällen ist die Sauerstoffproduktion so groß, daß die Massen dieses Gases nicht vom Wasser aufgenommen werden können. Wo der Prozeß weniger stürmisch verläuft, wird der Sauerstoff äußerlich nicht sichtbar, die Analysen aber verzeichnen dann mehr Sauerstoff im Liter als der normalen Absorption des Wassers entspricht. So fand KNAUTHE übernormale Mengen von $O_2$ unter dem Eis von Tümpeln, als sich in diesen grüne Algen sehr ausgiebig vermehrten. LEGENDRE konstatierte 16—20 mg $O_2$ im Liter an einer Stelle der Riviera, an welcher im flachen Wasser dichte Algenrasen intensiv belichtet assimilierten.

Auch PETTERSON führte die von ihm in nordischen Meeren beobachtete Übersättigung mit Sauerstoff auf die Tätigkeit pflanzlicher Organismen zurück. KNUDSEN und OSTENFELD bestätigen diese Erfahrungen, indem sie zeigten, daß an einer ihrer Stationen der $CO_2$-Gehalt in wenigen Stunden von 43 auf 33 ccm sank, während gleichzeitig der Sauerstoff um 11 ccm im Liter stieg. Sie machten überdies darauf aufmerksam, daß in den Nachmittagsstunden der Sauerstoffüberschuß des Oberflächenwassers größer ist als in den Vormittagsstunden. Die Feststellung

ist wohl nicht die erste, welche gemacht wurde, denn schon MORREN hatte im Jahre 1841 (s. CHAMBERS) anläßlich seiner Studien über die Wasserblüte gezeigt, daß tags $CO_2$, nachts $O_2$ „verzehrt“ wird, natürlich auf Grund der Tätigkeit von Organismen. Neuerdings häufen sich die Angaben in dieser Richtung. BRUNO SCHULZ sucht ziemlich weitgehend die Schwan-

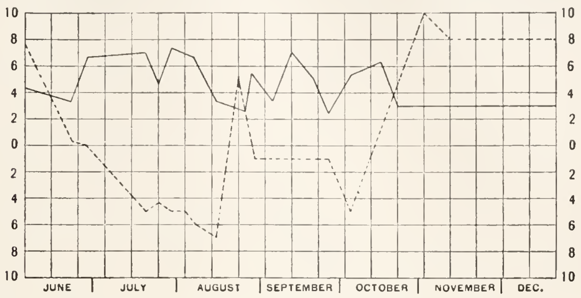



Fig. 667. n. CHAMBERS. Gehalt eines Tümpels an Kohlensäure -------- und an Sauerstoff ———. Die Zahlen an der Seite geben die in einem Liter Wasser enthaltenen Gasmengen in ccm an.

kungen des Gasgehaltes in Ost- und Nordsee aus der Tätigkeit von Organismen zu erklären.

VOIGT findet im Plöner See an einem bestimmten Tage bei trübem Wetter vormittags genügend $CO_2$ im Wasser, am Nachmittag aber bei

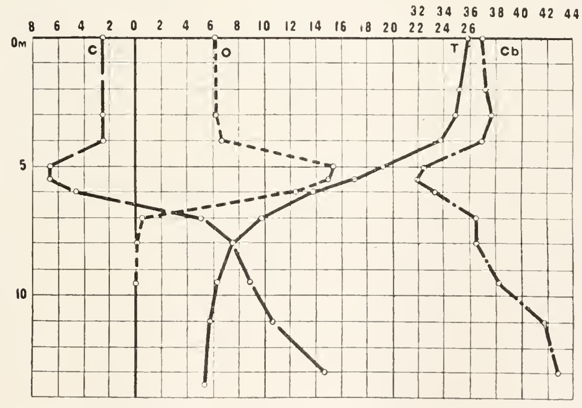



Fig. 668. n. BIRGE und JUDAY. Verteilung der Gase usw. am 3. Aug. 1908 im Beasley-See. *O* Sauerstoff, *Cb* Carbonat, *T* Temperatur, *C* Kohlensäure im Sinne von S. 249 des Textes.

Sonnenschein ein Defizit dieses Gases. Umgekehrt war der $O_2$-Gehalt am Abend des Versuchstages größer usw.

Die erwähnten Reaktionen sind natürlich ein Mittel, um in jedem Gewässer den Stand der Dinge — auch quantitativ — klar zu legen, und mit ihrer Hilfe wurde nun vor allem von BIRGE und JUDAY, später von CHAM-

BERS und wohl auch von vielen anderen die Frage gestellt, ob dem Übermaß von Sauerstoff eine Abnahme von Kohlensäure entspreche. Theoretisch muß ja für ein Mol. $O_2$ ein Mol. $CO_2$ verschwinden. Das ist aber auch nur theoretisch, und wir wollen gleich sagen, daß in der Wirklichkeit sich genau mathematisch auszurechnende Gesetze nicht ergeben. Trotzdem sind sehr stark zu bewertende Beziehungen vorhanden. CHAMBERS

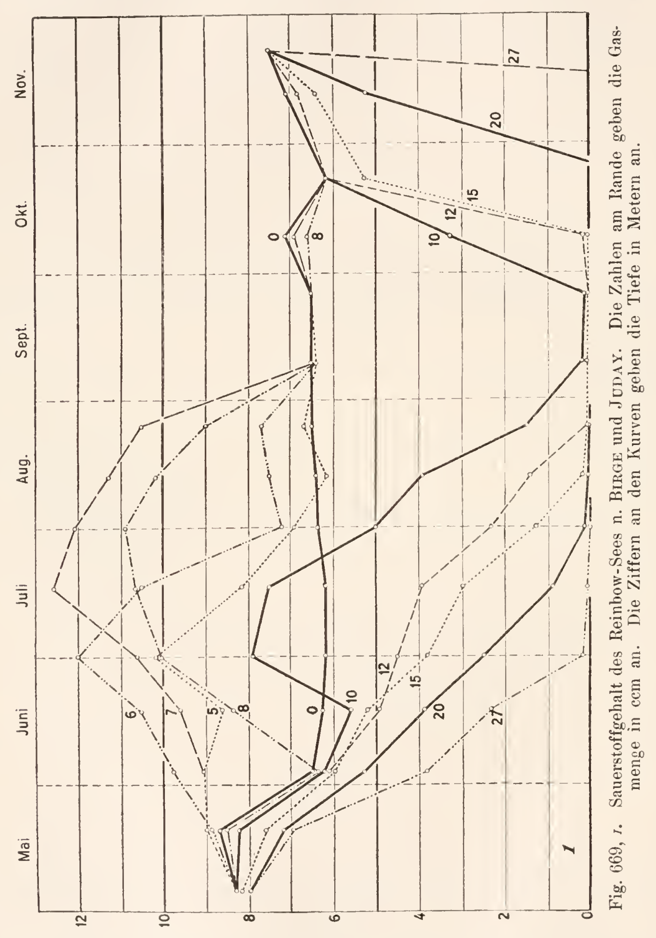



Fig. 669, *r*. Sauerstoffgehalt des Reinbow-Sees n. BIRGE und JUDAY. Die Zahlen am Rande geben die Gasmenge in ccm an. Die Ziffern an den Kurven geben die Tiefe in Metern an.

hat die in Fig. 667 wiedergegebene Kurve auf Grund seiner Beobachtungen konstruiert, es ergibt sich, daß ganz im allgemeinen der Gehalt an Kohlensäure in dem von ihm untersuchten Teich in dem Maße abnahm, als der Gehalt an Sauerstoff stieg. Man sieht sofort, daß die Dinge nicht ganz konform gehen, die allgemeine Regel dadurch aber nicht gestört wird. Kein Zweifel ist auch, daß die niederen Pflanzen, welche in besagtem Tümpel

vorkamen, mit ihrer Photosynthese die Ursache des wechselnden Gasgehaltes sind.

Beobachtungen von Birge und Juday lassen in gewissen Fällen einen Zusammenhang zwischen Sauerstoffproduktion und Kohlensäureverbrauch sehr deutlich erkennen. Im Baisleysee und in einigen anderen fanden jene Forscher innerhalb der Sprungschicht, die hier bei 5 m lag, eine große

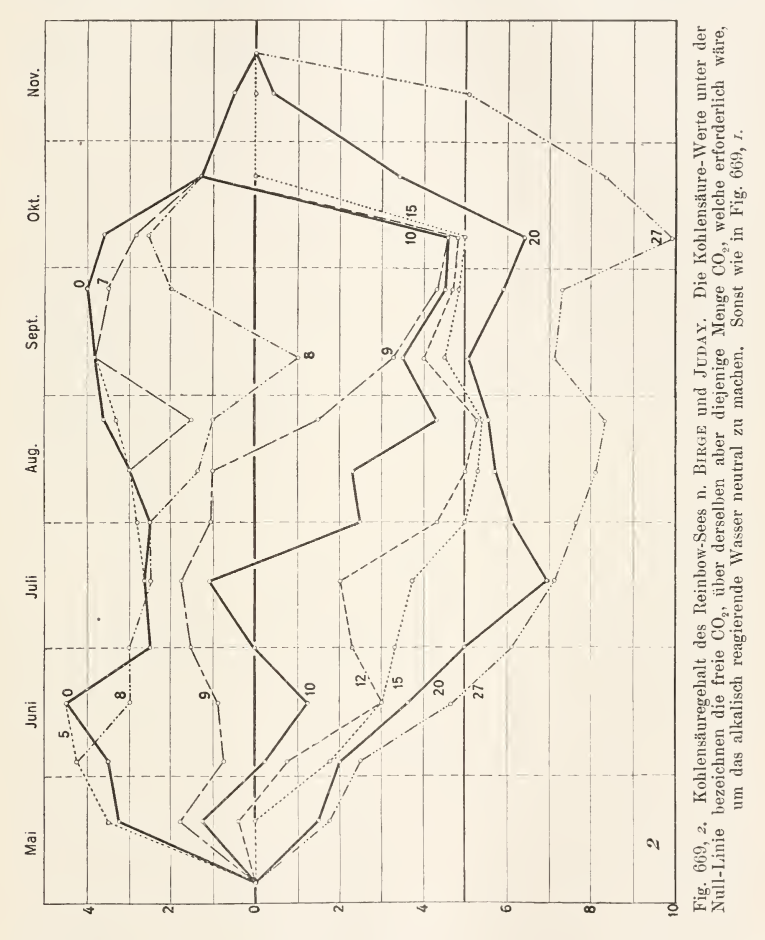



Fig. 669, 2. Kohlensäuregehalt des Reinbow-Sees n. Birge und Juday. Die Kohlensäure-Werte unter der Null-Linie bezeichnen die freie $CO_2$, über derselben aber diejenige Menge $CO_2$, welche erforderlich wäre, um das alkalisch reagierende Wasser neutral zu machen. Sonst wie in Fig. 669, *1*.

Menge von Algen. Damit verband sich, wie aus Fig. 668 ersichtlich, eine gewaltige Zunahme an Sauerstoff von 6 ccm auf 15 ccm nur in dieser Tiefe, und dem entsprach ein erhebliches $CO_2$-Defizit in der saubersten Weise. Mit alledem hängt auch ein Rückgang der Carbonate zusammen. Durch Zersetzung der Bikarbonate wurde von ersteren so viel gebildet, daß ein Teil derselben ausfiel. Hier liegen die Dinge überraschend klar. Für

den Mendotasee finden wir im Juli wie im September ein starkes Defizit an $CO_2$, und dem entspricht eine Sauerstoffzunahme in den gleichen Monaten. Das gilt, wie die in Fig. 666 einander gegenüber gesetzten Kurven zeigen, für die Oberfläche bis zu etwa 8 m Tiefe, d. h. ungefähr bis zur Sprungschicht. Wir sehen sogar für das $CO_2$-Defizit wie für die $O_2$-Zunahme eine zweigipfelige Kurve gezeichnet. Damit ergeben sich auch hier deutliche Zusammenhänge.

Die Erfahrungen mit dem Rainbowsee entsprechen dem aber nicht ganz. Dieser hat an der Oberfläche fast den ganzen Sommer über den normalen und gleichen Sauerstoffgehalt, in 5—8 m Tiefe aber, d. h. wohl in der Nähe der Sprungschicht, schnellt die Menge dieses Gases vor allem im Juli gewaltig in die Höhe. Die Kohlensäure dagegen hat an der Oberfläche sowohl, als auch bis zu 6 m Tiefe schon im Juni ein Minimum und dann wieder im September, dazwischen liegt eine Vermehrung der $CO_2$ im Juli, also zu einer Zeit, in welcher ein Überschuß an Sauerstoff nachzuweisen war (Fig. 669). Dem Kohlensäureminimum im September entsprach keine Vermehrung der Algen. Ruttner hat darauf hingewiesen, daß die geradezu klassische Verteilung der Gase in Fig. 668 nur in der Sprungschicht zur Beobachtung kommen könne, weil hier Windströme nicht anpacken, welche sonst ja besonders leicht Differenzen ausgleichen. Wenn wir nun an anderen Orten keine der gewünschten Beziehungen wahrnehmen können, so liegt der Schluß nahe, daß irgendwelche sekundären Vorgänge das ursprüngliche Bild übertönen. Diese mögen mannigfacher Art sein, z. B. werden größere Mengen tierischen Planktons viel Sauerstoff verbrauchen und die Kohlensäure vermehren; die Bakterien am Grunde zehren am Sauerstoff und liefern $CO_2$, die Wechselwirkungen mit der Atmosphäre modifizieren den Gasgehalt, und endlich wäre unter anderen daran zu erinnern, daß nach Kniep und nach Harder die Atmungsintensität mit der Temperatur rascher sinkt als die Energie der Photosynthese. Der Koefizient $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ fällt bei hoher Temperatur zugunsten der Atmung aus, bei niederer umgekehrt zugunsten der Photosynthese.

Der Gasvorrat der Gewässer muß auf die Menge der im Wasser auftretenden Organismen wirken. Chambers weist unter Nennung der Literatur darauf hin, daß bei guter Sauerstoffzufuhr die Algen in den Kulturen gut wachsen und sich erheblich vermehren. Das wird auch im Freien der Fall sein. Wie weit sie umgekehrt des Sauerstoffes entraten können, steht nicht ganz fest. Tiere können ihn weitgehend entbehren, z. B. geben Birge und Juday an, daß gewisse Crustaceen noch bei einem $O_2$-Gehalt von 0,2 ccm pro Liter leben können. Rädertiere kommen mit noch weniger aus, und 2 ccm $O_2$ im Liter dürften für alle tierischen Planktonten genügen (s. a. Ruttner). Algen können zeitweilig ohne Sauerstoff existieren, und bei denen, welche normal atmen, kann man den wirklichen Bedarf schwer feststellen, weil ja Photosynthese und Atmung stets ineinander greifen. Immerhin ist es von Interesse, daß Birge und Juday gelegentlich eine Menge von Diatomeen in ihren Seen bei 0,1 ccm $O_2$ im Liter fanden, und wenn man die Verteilungskurven dieser Forscher für das Plankton betrachtet, hat man den Eindruck, daß es nicht der Sauerstoff sei, welcher z. B. das Vorkommen von Diatomeen in verschiedenen Tiefen reguliert.

Viel entscheidender ist der Gehalt an Kohlensäure. Birge und Juday finden für die verschiedensten Seen einen Reichtum an Plankton, wenn reichlich $CO_2$ zugegen ist. Das kann ganz lokal sein, z. B. fallen in den

Beasleysee viele Blätter, die aus deren Zersetzung resultierende Kohlensäure ist so reichlich vorhanden, daß das heraufgeholte Wasser perlt. Hier findet sich eine außerordentliche Menge von Plankton. WHIPPLE und PARKER weisen auch auf das starke Wachstum von Diatomeen an Orten mit größerem $CO_2$-Vorrate hin usw. Ganz allgemein sind die Seen mit hartem Wasser, das ja auch reichlich Bikarbonate enthält, reicher an Vegetation als die weichen Wässer. WESENBERG-LUND hat dargetan, daß die flachen dänischen Seen meist reich an Plankton sind, sie reagieren stets alkalisch, während die schottischen Seen wenig pflanzliche Organismen beherbergen — sie reagieren unter anderem wegen ihrer Humussäuren mehr oder weniger stark sauer. BIRGE und JUDAY machten in „ihren" Seen ähnliche Erfahrungen, soweit weiches Wasser in denselben vorlag. Sie weisen darauf hin, daß in solchen Gewässern die Kohlensäure der Luft nur in mäßigen Grenzen absorbiert werde, weil die Basen dafür fehlen. So fehlt das Nährmaterial für ausgiebigen Algenwuchs. An besagten Stellen fand man oft nur 0,5 ccm $CO_2$ im Liter. Das ist etwas mehr als in einem Liter Luft aus der Atmosphäre. Allein die oftgenannten Forscher machen darauf aufmerksam, daß die im Wasser gelöste Kohlensäure doch nicht ohne weiteres mit der $CO_2$ der Luft könne verglichen werden, weil sie ganz anders gebunden sei. Ohnehin gibt es Ausnahmen, denn Hartwasserseen haben gelegentlich wenig Plankton, und Weichwassergebiete können auch reichliche Mengen entwickeln. Es scheint mir noch nicht genügend geprüft zu sein, um welche Algen-Arten es sich handelte. Deutlich ist, daß in den kalkarmen Gewässern die Desmidiaceen dominieren, das hindert aber nicht, daß Staurastrum gerade in kalkreichen Gewässern massenhaft auftritt. — Mit vielem anderen weiter zu prüfen.

## Literatur.


ALLEN, E. J. and NELSON, E. W., On the artificial culture of marine plankton organisms. Journ. of the Marine Biological Association. 1910. **8**, 421—474. Auch: Quart. Journ. of. microsc. science. 1910. N. F. **55**, 361.

ALTEN, H. v., Hydrobiolog. Studien über die Wirkung von Abwässern auf die Lebewelt unserer Gewässer. Jahresber. Naturw. Ver. Braunschweig. 1913/14. **17**, 1.

—, Hydrobiol. Studien über Flüsse mit Kaliabwässern. Zeitschr. f. Fischerei. 1914. **1**, 25.

—, Hydrobiol. Studien über die Wirkung von Abwässern auf die Organismen unserer Gewässer III. Braunschweig 1915.

AMBERG, O., Beiträge zur Biologie des Katzensees. Diss. Zürich. 1900. Lit.

—, Die von SCHRÖTER-AMBERG modifizierte SEDGWICH-RAFTERsche Methode der Planktonzählung. Biolog. Zentralbl. 1900. **20**, 283.

ANDERSON, E. N. and WALKER, E. R., An ecological study of the algae of some sandhill lakes. Trans. Amer. Microsc. Soc. 1920. **38**, 51—84.

ANGELSTEIN, U., Über die Kohlensäure-Assimilation submerser Wasserpflanzen in Bikarbonat- und Karbonatlösungen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1910. **10**, 87.

APSTEIN, Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel und Leipzig 1896.

ARTARI, A., Zur Physiologie der Chlamydomonaden. Versuche und Beobachtungen an Chlamydomonas Ehrenbergii Gorosch. und verwandten Formen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913. **52**, 410—466.

—, Zur Physiologie der Chlamydomonaden. II. Einige neue Versuche und Beobachtungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. **53**, 527—535.

ARWIDSSON, J., Ein schließbares Planktonnetz zum Horizontalfang. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1913/14. **6**, 63.

BACHMANN, HANS, Die Planktonfänge mittels der Pumpe. Biolog. Zentralbl. 1900 **20**, 11.

—, Die Schwebeflora der Schweizer Seen. Das. 1901. **21**.

—, Vergleichende Studien über das Phytoplankton von Seen Schottlands und der Schweiz. Arch. f. Hydrobiol. und Planktonkunde. 1907. **3**, 1.

Baldwin, H. B. and Whipple, G. C., Observed relations between carbonic acid and algae growth in Wesquahi-Lake. No. 7. Rep. Am. Publ. Health. 1906. **32**, 167.
Baur, E., Über zwei denitrifizierende Bakterien aus der Ostsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1901. **6**, S. 11.
Benecke, W., Stickstoffbindende Bakterien aus dem Golf von Neapel. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **1**.
Billard, G. et Brayant, Ch., Sur le rôle des algues dans l'épuration des eaux. Compt. rend. hebd. de la soc. de Biol. 1905.
Birge, E. A. and Juday, C., The inland lakes of Wisconsin. Wisconsin geological and Natural History Survey. 1911. Bull. 22. Scientific. series No. 7.
Boresch, K., Über die Pigmente der Alge Palmellococcus miniatus usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 288.
Brandt, K., Häckels Ansichten über die Plankton-Expedition. Kiel. 1891.
—, Über den Stoffwechsel im Meere. I. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1899. N. F. **4**, 215.
—, Über den Stoffwechsel im Meere. II. Das. 1902. **6**, 25.
—, Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meere. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1904. **16**, S. 383.
Brannon, F. A., Factors influencing the flora of Devils Lake, North Dakota. Internat. Revue der ges. Hydrobiologie. 1911. **4**, 291.
Brehm, V., Einige Beobachtungen über das Zentrifugenplankton. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910/11. **3**.
Brönsted, J. N. u. Wesenberg-Lund, C., Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911. **4**, 251.
Bruns, E., Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora. 1894. S. 159.
Buder, Joh., Biologenkalender. Leipzig 1914.
—, Bulletin des résultats acquis par les courses périodiques etc. Kopenhagen.
Burkhardt, Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees. Mitt. d. naturf. Ges. in Luzern. 1900.
Chambers, Ch. O., The relation of Algae to dissolved Oxygen and Carbon-Dioxyde etc. Rep. Missouri bot. Garden. 1912. **23**, 171.
Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Aufl. Jena 1903.
Cleve, P. T., A Treatise of the Phytoplankton of the Atlantic and its Tributaries and on the periodical changes of Plankton of Skagerrack. Upsala. 1897.
—, Report on the Plankton of the baltic current . . . at the swedish Coast-stations Måsesskär and Väderöbad. Svenska hydrogr.-biologiska Kommissionens Skrifter 2.
Devaux, H., Echanges gazeux des plantes aquatiques. Ann. sc. nat. bot. 1889. 7. sér. **9**, 35. Hier weitere Literatur.
Dieffenbach, H. u. Sachse, R., Biol. Unters. an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. usw. 1912. Biol. Suppl. 3.
Ditmar, Reports of HMS. Challenger. Physics and Chemistry. 1884. **1**, 103.
Dolley, Ch. S., The Planktokrit, a centrifugal apparatus for the volumetric estimation etc. Proc. Acad. of Nat. Science of Philadelphia. 1896. Ref. Zool. Anzeiger. **19**, S. 296.
Fehlmann, J. W., Die Bedeutung des Sauerstoffs für die aquatile Fauna. Festschr. d. naturf. Ges. in Zürich. 1917.
Fol, H., Un nouveau modèle de drague pour récolter les animaux du fond de la mer. Archives de Zoologie expérimentale et générale. 1883. 2 sér. **1**, Anh. S. 1.
Foster, G. L., Indications regarding the source of combined nitrogen for Ulva lactuca. Ann. Missouri bot. Gard. 1914. **1**, 229.
Frentzel, J., Zur Planktonmethodik. Biolog. Zentralbl. 1897. **17**, 190.
Gazert, H., Unters. über Denitrifikation und Nitrifikation im Meere während der Reise des „Gauß" usw. Deutsche Südpolarexpedition. 1901/03. **7**, 120.
—, Unters. über Meeresbakterien und ihren Einfluß auf den Stoffwechsel der Meere. Deutsche Südpolarexpedition. 1901/03. **7**.
Gebbing, J., Über den Gehalt des Meeres an Stickstoffnährsalzen usw. Internat. Revue d. Hydrobiol. u. Hydrographie. 1910/11. **3**, 50.
—, Chemische Untersuchungen von Meeresboden, Meerwasser und Luftproben usw. Deutsche Südpolarexpedition. 1901/03. **7**.
Gran, H. H., Studien über Meeresbakterien. I. Reduktion von Nitraten und Nitriten. Bergens Museums Aarbog. 1901. Nr. 10.
—, Das Plankton des norweg. Nordmeeres. Rep. Norw. Fishery and Marine-Invest. 1902. **2**.
—, Havets Bakterier och deres Stoffskifte. Naturen. 1903.
—, Preservation of samples and quantitative determination of the Plankton. Conseil permanent internat. pour l'exploration de la mer. 1912. No. 62.

Gran, The plankton production in the North European waters in the spring of 1912. Bull. planktonique pour l'année 1912. 1915.
Griffiths, B. M., The August Heleoplankton of some North Worcestershire Pools. Journ. of the Linn. soc. Botany. 1916. **43**, 423.
—, The Heleoplankton of three Berkshire pools. Ebenda. 1922. **46**, 1.
Häckel, E., Planktonstudien. Jena 1890.
Hamberg, Beiträge zur Chemie des Meerwassers. Journ. f. prakt. Chemie. 1886. **33**, 140 und 433.
Hassak, Über die Verhältnisse von Pflanzen zu Bikarbonaten und über Kalkinkrustationen. Unters. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2**, 465.
Heincke, F., Die Untersuchungen von Hensen über die Produktion des Meeres an belebter Substanz. Mitteil. der Sektion für Küsten- und Hochseefischerei. 1889. S. 35.
Helland-Hansen, B., The Ocean Waters., an Introduction to physical Oceanographie. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911/12. Hydrogr. Suppl. 1.
Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. Ber. d. Komm. z. Erf. deutscher Meere. 1887. **5**, 1.
—, Die Planktonexpedition und Häckels Darwinismus. Kiel und Leipzig 1891.
—, Methodik der Planktonuntersuchungen. Ergebnisse der Planktonexpedition. 1895. **1**.
—, Über die quantitative Bestimmung der kleineren Planktonorganismen usw. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1900. **5**, 69.
—, Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner. Ergebnisse d. Planktonexpedition. 1911. **5**.
Henze, M., Bemerkungen zu den Anschauungen Pütters usw. Arch. f. d. ges. Physiologie. 1908. **123**, 487.
Hjort, J. and Gran, H. H., Hydrographic-biological investigations of the Skagerrak and the Christiania-Fjord. Report on Norwegian Fishery and Marine-Investigations. 1900. **1**, Nr. 2.
Hoppe-Seyler, Über die Verteilung absorbierter Gase im Wasser. Schr. des Vereins f. Geschichte des Bodensees. 1895. **24**, 29.
Huitfeld-Kaas, H., Planktonundersögelser in norske vande. Christiania 1906.
Jacobsen, J. P., Der Sauerstoffgehalt des Meerwassers in dänischen Gewässern. Meddel. fra Komm. for Hafundersögelser. Serie Hydrografi **1**.
—, H. C., Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen. Zeitschr. f. Botanik. 1910. **2**, 145.
Johnson, T., The contamination of drinking water by Algae and its removal. Rep. 48th. Meet. british. Ass. Adv. sc. Australia 1914. London 1915.
Juday, Limnological studies on some Lakes in Central-Amerika. Transact. Wisconsin Acad. of Sc. etc. **18**.
Karsten, G., 1. Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres nach dem Material der deutschen Tiefseeexpedition 1898—1899. 2. Das indische Phytoplankton. 3. Das Phytoplankton des antarkt. Meeres. Wissensch. Ergebn. d. deutschen Tiefseeexpedition. Herausgeg. v. Chun 1905—1907. **2**.
Keding, Max, Weitere Untersuchungen über stickstoffbindende Bakterien. Wiss. Meeresunters. N. F. Kiel 1906. **9**, 275.
Keutner, J., Über das Vorkommen und die Verbreitung stickstoffbindender Bakterien im Meer. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1905. **8**, 29.
Kjellman, Fr., Végétation hivernale des algues de Mosselbay etc. Bull. de la soc. bot. de France. 1875. **22**, 93.
Knauthe, R., Das Süßwasser. Neudamm 1907.
Kniep, H., Über das spezifische Gewicht von Fucus vesiculosus. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 86
—, Über die allgemeinen Ernährungsbedingungen im Meere. Sitz.-Ber. d. med. phys. Ges. Würzburg. 1917.
Knudsen, M., Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Kohlensäuregehalt des Meerwassers und dem Plankton des Meeres. Ann. d. Hydrographie. 1896. **24**.
Knudsen, M. og Ostenfeld, C., Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur, Saltholtighed og Plankton paa grønlandske og islandske Skibsrouter. 1899. Kjöbenhaven 1900.
Koch, W., Leitfaden der Fischzucht. Berlin 1922.
Kolkwitz u. Marsson, Grundsätze für die biologische Beurteilung des Wassers nach seiner Fauna und Flora. Mitt. d. kgl. Prüfungsanstalt f. Wasserversorgung u. Abwässerbeseitigung. Berlin 1902.
— Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26a**, 505.
Kolkwitz, R., Über die Planktonproduktion der Gewässer, erläutert an Oscillatoria Agardhii Gren. Landw. Jahrb. 1909. **38**. Erg.-Bd. **5**, 449.

Kolkwitz, R., Beziehungen des Kleinplanktons zum Chemismus der Gewässer. Mitt. aus d. Kgl. Prüfungsanstalt für Wasser u. Abwässer. 1911. **14**, 145.

—, Über das Kammerplankton des Süßwassers und der Meere. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. **29**, 386.

Kofoid, C. A., On some important sources of error in the plankton method. Science N. S. 1897. **6**, 827.

—, Plankton studies. Methods and apparatus in use in Plankton investigations etc. Bull. of the Ill. state laboratory of nat. hist. 1896. 1897. 1898.

—, The Plankton of the Illinois River etc. Bull. Illinois Stat. Laboratory of Nat. History. 1903. **6**. 1908. **8**.

—, A new horizontal self-closing Plankton net. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1912. **5**, 91.

Kraemer, A., Die Messung des Planktons mittels der Zentrifuge usw. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte. 1897. **62**², 176.

Krogh, Aug., On the tension of Carbonic Acid in natural Waters and especially in the Sea. Mededelser om Grönland. 1904. **26**, 333.

Krümmel, O., Handbuch der Ozeanographie. Stuttgart 1907.

Kylin, H., Über die Farbe der Florideen und Cyanophyceen. Svensk. bot. Tidskrift. 1912. **6**, 531.

Lauterborn, R., Zur Kenntnis der sapropelischen Flora. Allg. bot. Zeitschrift f. Systematik. 1906.

—, Bericht über die Ergebnisse der biologischen Untersuchung des Oberrheins auf der Strecke von Basel bis Mainz vom 9.—22. Aug. 1906. Arb. aus d. Kaiserl. Gesundheitsamt. 1907. **28**, 62.

—, Die Verunreinigung der Gewässer und die biologische Methode ihrer Untersuchung. Ludwigshafen 1908.

—, Die biologische Selbstreinigung unserer Gewässer. Verh. d. naturhist. Ver. des preuß. Rheinlands u. Westfalens. 1911. **68**, 473.

—, Die sapropelische Lebewelt. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg: 1915. **13**, 395.

Leder, H., Alkalinität des Adriawassers. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1915. Hydrogr. Suppl. zu Bd. **6**.

Legendre, R., Recherches océanographiques faites dans la région littorale de Concarneau pendant l'été de 1907. Bull. de l'Inst. océanogr. 1908. No. 3.

Leick, E., Die Stickstoffnahrung der Meeresalgen. Naturw. Wochenschr. 1916. N. F. **15**, 87.

Lemmermann, E., Brandenburgische Algen. Zeitschr. f. Fischerei. 1903. **9**, 73.

—, Das Plankton einiger Teiche in der Umgegend von Bremerhaven. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1906. **1**, 345—59.

Livingstone, Burton Ed., Physiological Properties of Bog water. Bot. Gaz. 1905. **39**, 348.

Lohmann, H., Über das Fischen mit Netzen aus Müllergaze Nr. 20. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1901. **5**, 47.

—, Über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1902. N. F. **7**.

—, Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. 1908. N. F. **10**, 131.

—, Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen hierüber. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1909. **2**, 10.

—, Das Nannoplankton. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911. **4**, 1.

—, Beitr. z. Charakterisierung des Tier- und Pflanzenlebens in den von der „Deutschland" während ihrer Fahrt nach Buenos Ayres durchfahrenen Gebieten des atlantischen Ozeans. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1912. **4**, 407. **5**, 185.

—, Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee im atlantischen Ozean während der Ausreise der „Deutschland". Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin. 1912. S. 25.

—, Neue Untersuchungen über die Verteilung des Planktons im Ozean. Sitzungsber. naturf. Freunde. 1916. S. 73.

—, Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton nach den Ergebnissen der Zentrifugenfänge während der Ausreise der „Deutschland" 1911. Zugleich ein Beitrag zur Biologie des Atlantischen Ozeans. Arch. f. Biontologie. 1916. **4**.

—, Die Besiedelung der Hochsee mit Pflanzen. Vorträge, herausgeg. v. d. d. bot. Ges. 1919. Heft 4.

Lozéron, H., La répartition verticale du plancton dans le lac de Zurich de décembre 1900 à décembre 1901. Diss. Zürich 1902. Literatur.

Mangin, M. L, Sur une methode d'analyse des organismes végétaux du Plancton. Bull. soc. bot. de France. 1908. **55**, 574.

Marpmann, G., Über das Vorkommen und die Aufnahme des Siliciums in den Kieselalgen usw. Zeitschr. f. angewandte Mikroskopie u. klin. Chemie. 1905. **11**, 29.
Mez, C., Mikroskopische Wasseranalyse. Berlin 1898.
Monti, R., Un nouveau petit filet pour les pêches planctoniques de surface à toute vitesse. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910/11. **3**, 548.
Mullay, G. u. Wittmann, J., Analysen des Wassers der Lunzer Seen. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Hydrogr. Suppl. 1914. **3**.
Nathansohn, Al., Vertikale Wasserbewegung und quantitative Verteilung des Planktons im Meere. Ann. d. Hydrogr. u. maritim. Metereologie. 1906.
—, Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. Abh. d. math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1906. **29**, 359.
—, Über die Bedingungen der Kohlensäureassimilation in natürlichen Gewässern, insbesondere im Meer. Berichte d. Ges. d. Wiss. zu Leipzig, math. phys. Kl. 1907. **59**, 211.
—, Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1908. **1**, 37.
—, Vertikalzirkulation und Planktonmaxima im Mittelmeer. 1909. **2**, 580.
Natterer, K., Chemische Untersuchungen von der Expedition S. M. Schiff „Pola“. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. 1898. **65**, 445. Dort weitere Literatur.
Naumann, E., Undersökningar öfver fytoplankton och under den pelagiska regionen försiggäende gyttje- och dybildningar inom vissa syd- och mellansvenska urbergsvatten. Kgl. Svenska Vetenskaps. Ak. Handl. 1917. **56**, Nr. 6.
—, Einige Gesichtspunkte betreffs der bildlichen Darstellung des Kammerplanktons. Archiv f. Hydrobiol. 1918/19. **12**, 454.
—, Några synpunkter angående limnoplanktons ökologi med särskild hänsyn till fytoplancton. (Einige Gesichtspunkte betreffs der Ökologie des Limnoplanktons mit besonderer Rücksicht auf das Phytoplankton.) Svensk bot. Tidskrift. 1919. **13**, 130.
—, Über einige besonders auffallende Hochproduktionen aus Nannoplankton im Süßwasser. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 40.
—, Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lunds Universitets Åreskrift. 1921. N. F. Avd. 2. **17**, Nr. 8.
—, Zahlreiche Arbeiten, für deren Nennung im einzelnen der Platz fehlt. In Botaniska Notiser. Bzw. Skrifter utgivna av södra Sveriges Fiskeriförening.
Neumayr, Anleitung zu wiss. Beobachtungen auf Reisen. 3. Aufl. 1906.
Nienburg, W., Die Polarisation der Fucuseier durch das Licht. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1922. N. F. **15**.
Oltmanns, F., Kultur- und Lebensbedingungen der Algen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23**.
Oye, P. van, Note sur les Micro-organismes de l'eau saumâtre du Vieux Port de Batavia (Java). Ann. de Biol. lacustre. 1921. **10**.
Pascher, A., Versuche zur Methode des Zentrifugierens bei der Gewinnung des Planktons. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1912. **5**, 93.
Paulsen, O., The plankton on a submarine bank. Biol. Arbejder tilegn. Eug. Warming. København. 1911. S. 231.
Petersen, C. G. Joh., Über Menge und Jahresproduktion der Benthospflanzen an den westeuropäischen Küsten. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1912. **5**, 47.
Petterson, O. und Ekman, G., Grunddragen of Skagerracks och Kattegats Hydrographie. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handlingar. 1891. **24**, Nr. 11.
—, De hydrografiska Förändringarese inom Nordsjöns och Östersjöns Omrade under Tiden 1897. **29**, Nr. 5.
Petterson, O., Redogörelse för de svenska hydrografiska Undersökningarne Åren 1893—1894 under Ledning af G. Ekman, O. Petterson och A. Wilkunder. 1. Östsjön. Bihang till K. sv. Vet.-Akad. Handlingar 1894. **19**[2].
—, A review of swedish Hydrographic research in the Baltic and the North Sea. The scottish geographical Magazin. 1894. **10**, 281.
—, Über die Wahrscheinlichkeit von periodischen und unperiodischen Schwankungen in dem atlantischen Strom usw. Svenska hydrogr.-biologiska Komm. Skrifter 2.
Pfenniger, A., Beitr. z. Biologie des Zürchersees. Zeitschr. f. Gewässerkunde. 1901. **4**, 321.
Pütter, A., Der Stoffhaushalt des Meeres. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1907. **7**, 321.
—, Studien zur vgl. Physiologie des Stoffwechsels. Abh. d. Ges. d. Wiss. Göttingen, math.-nat. Kl. 1908. N. F. 6, 1.
—, Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
Puff, A., Das kalte Auftriebwasser usw. Diss Marburg 1890.
Raben, E., Über quantitative Bestimmung von Stickstoffverbindungen im Meerwasser. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1905. N. F. **8**, 83.

Raben, E., Quantitative Bestimmung der im Meerwasser gelösten Kieselsäure. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1905. N. F. **8**, 99.
Reinke, J., Das botanische Institut und die botanische Meeresstation in Kiel. Botan. Zentralbl. 1890. **41**.
—, Die zur Ernährung der Meeresorganismen disponiblen Quellen an Stickstoff. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 371.
— Symbiose von Volvox und Azotobakter. Das. 1903. **21**, 482.
Ringer, W. E. u. Klingen, J. M. P., Über die Bestimmung von Stickstoffverbindungen im Meerwasser. Verh. uit het Rijks institut voor het onderzoek der Zee. 1907/08. **2**.
Ringer, W. E., Die Alkalinität des Meerwassers. Ebenda.
Rosenthal, M., Das Kammerplankton der Spree unterhalb Berlin. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl. 1914. **6**. Ser.
Ruppin, E., Zweiter Beitrag zur Bestimmung und Verwertung des Gasgehaltes des Meerwassers. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1904. **8**, 125.
Ruttner, F., Bericht über die Planktonuntersuchungen an den Lunzer Seen. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1914. **6**.
—, Elektrolyt. Leitvermögen des Wassers der Lunzer Seen. Internat. Revue d. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1915. Hydrogr. Suppl. zu Bd. 6.
— Die Verteilung des Planktons im Süßwasser. Fortschritte d. naturw. Forschung von Abderhalden. **10**.
Schaedel, A., Produzenten und Konsumenten im Teichplankton, ihre Wechselwirkung und ihre Beziehung zu den physikalischen und chemischen Milieueinflüssen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1916. **11**, 404.
Schickendantz, G., Temperaturen und Sauerstoff im Sakrower See bei Potsdam. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrogr. 1910/11. **3**, 84.
Schlösing, Th., Sur la constance de la proportion d'acide carbonique dans l'air. Comptes rendus. 1880. **90**, 1410.
Schott, Physische Meereskunde. Sammlung Göschen 1910.
Schütt, F., Analytische Planktonstudien. Kiel u. Leipzig 1892.
Schulz, Bruno, Die Luft im Wasser unserer heimischen Meere. Ann. d. Hydrographie. 1922. **50**, 33.
Steinecke, Fr., Das Phytoplankton masurischer Seentypen. Botan. Archiv. 1923. **3**, 209.
Steuer, Ad., Planktonkunde. Leipzig 1910.
—, Veränderungen der nordadriatischen Flora und Fauna während der letzten Dezennien. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910. **3**, 6.
Seydel, E., Fischsterben durch Wasserblüte. Mitt. d. Fischerei-Ver. f. d. Prov. Brandenburg. 1913. N. F. **5**.
Seyler, Chem. News. 1894. **52**, 139.
Strøm, Kaare Münster, The Phytoplankton of some Norwegian Lakes. Videnskabselskabs Skrifter 1, Mat.-naturv. Klasse. 1921.
Strodtmann, S., Über die vermeintliche Schädlichkeit der Wasserblüte. Plöner Forschungsberichte. 6, 2.
Suchlandt, O., Dinoflagellaten als Erreger von rotem Schnee. Ber. d. d. bot. Ges. 1915. **34**, 243.
—, Beobachtungen über das Phytoplankton des Davoser Sees im Zusammenhange mit chemischen und physikalischen Bestimmungen. Diss. Lausanne 1917.
Tanner-Fullemann, M., Contribution à l'étude des lacs alpins. Le Schoenenbodensee. Bull. de l'Herbier Boissier. 1907. 2. sér. **7**.
Thienemann, A., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. Arch. f. Hydrobiol. 1918. **12**, 1.
—, Über die vertikale Schichtung im Ulmener Maar und die Planktonproduktion der anderen Eifelmaare. Verh. des naturhist. Vereins der preuß. Rheinlande und Westfalens. 1919. **74**, 103.
—, Biologische Seentypen. Arch. f. Hydrobiol. 1920. Auch: Die Naturwissenschaften. 1921.
Thomsen, Peter, Über das Vorkommen von Nitrobakterien im Meer. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **16**.
Voigt, Max, Die vertikale Verteilung des Planktons im großen Plöner See und ihre Beziehungen zum Gasgehalt dieser Gewässer. Forschungsber. d. biol. Anstalt zu Plön. 1905. **12**, 115.
Volk, R., Die bei der Hamburgischen Elbe-Untersuchung angewandten Methoden zur quantitativen Ermittelung des Planktons. Mitt. des naturhist. Museums in Hamburg. 1901. **18**, 135. 2. Beiheft zum Jahrb. d. Hamb. wiss. Anstalten.
Walter, E., Eine praktisch verwertbare Methode zur quantitativen Bestimmung des Teichplanktons. D. Fischereizeitung. 1896. Nr. 12/13. Plöner Forschungsber. 1895. **3**, 180.

Wesenberg-Lund, C., A comparative study of the lakes of Scotland and Denmark. Proceed. of the roy. soc. of Edinburgh. 1905. **25**, 402.
—, Studier over de danske Söers Plankton. Dansk ferskwands biologisk Laborat I. Kopenhagen 1904. II. 1908.
—, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons. Suppl. 1. d. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. 1910.
West, W. and West, G.. Scottish Freshwater Plancton. Journ. Linn. Soc. Bot. 1903. **35**, 519.
—, A comparative study of the Plancton of some Irish Lakes. Transact. R. Irish Acad. 1906. **33**, 77.
—, A further contribution to the Freshwater Plancton of the Scottish Lochs. Trans. Roy. Soc. Edinb. 1906. **41**, 477.
—, The Phytoplancton of the English Lake District. The Naturalist. 1909. S. 115.
—, The British Freshwater Phytoplancton, with special Reference to the Desmidplancton and the Distribution of British Desmids. Proc. R. Soc. London. 1909. **81**, 165.
Whipple, G. C. and Parker, H. N., On the amount of oxygen and carbonic acid in natural waters, and the effect of these gases upon the occurrence of microscopic organisms. Trans. Amer. micr. soc. 1902. **23**, 103
Whipple, G. C., Some observations of the temperature of surface waters etc. Some observations on the relation of light to the growth of Diatoms. Journal of the New England Water Works Association. 1895 u. 1896.
—, The Mikroskopy of drinking Water. London 1899.
Wolf, E., Die Wasserblüte als wichtiger Faktor im Kreislauf des organischen Lebens. Ber. d. Senckenberg. Naturf. Ges. 1908. S. 57.
Woltereck, R., Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren usw. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1908. **1**.
Zacharias, O., Das Süßwasserplankton. 2. Aufl. Leipzig 1911.
Zenker, A., Algenflora des ostfälischen Berg- und Hügellandes und der Nordspitze des Harzes. Diss. Göttingen. 1911.

# V. Die Lebensbedingungen.

## 1. Das Substrat.

Plankton und Benthos sind heute allgemein bekannte Begriffe. Der erste wurde von Hensen eingeführt, der zweite von Häckel. Ich erinnere daran, daß unter Plankton die im Wasser suspendierte „Schwebeflora“, unter Benthos die Masse der auf irgendeiner Unterlage festgehefteten Pflanzen verstanden wird. Auf Tiere finden die Begriffe eine sinngemäße Anwendung.

Wir haben hier in erster Linie vom Benthos zu reden.

Fast jeder Fischer weiß, daß sandiger oder schlammiger Boden der Gewässer von einer makroskopisch sichtbaren Vegetation frei ist; eine solche findet sich aber oft in großer Üppigkeit dort ein, wo irgendein festes Substrat, besonders Felsmassen, den Sohlen, Krallen und Haftscheiben der Algen einen Stützpunkt gewähren.

Wissenschaftlich hat wohl zuerst Lorenz diese Verhältnisse für den Quarnero klar gelegt, nach ihm finden sich dann in fast allen Meeresfloren ähnliche Angaben, so bei Le Jolis, van Heurck, Cotton, Kjellman, Rosenvinge, Svedelius, Kylin, Börgesen, Hylmö, Jönsson, Reinke, Berthold, Schröter und Kirchner, Techet, Schiller, Hariot, Davis, Johnson und York, Vouk, Lauterborn.

Lorenz sagt, Sandstrand und Schlammküsten seien zu „volibel“, um Algen aufkommen zu lassen; und es ist ja auch klar, daß ein Pflanzenwuchs in größerem Umfange nicht erstehen kann, solange die feinen Partikel, welche jene Böden zusammensetzen, durch Wellenbewegung oder durch Strömungen in der Tiefe gegeneinander gerieben werden. Sobald aber am Grunde der fraglichen Gewässer völlige oder relative Ruhe herrscht, kommt auch je nach der Lokalität eine mehr oder weniger reichliche Flora auf. Dasselbe gilt von weichen Gesteinen, die vom Wasser leicht angegriffen werden, wie Tuff, Sandstein u. a. (Fig. 671).

Im Süßwasser ist das alles ähnlich. Lauterborn sagt bezüglich des Rheines: „An den blank gescheuerten kollernden Kieseln haftet kein Moos, keine Alge, solange dieselben im Talweg stromabwärts geführt werden. Anders dagegen, wenn das Geschiebe in etwas ruhigeres Wasser gerät. Dann überzieht sich das Geröll am Abfall der Kiesbänke mit einem bräunlich-gallertigen Belag sessiler Diatomeen, wie Melosira usw., zu denen sich schmächtige Räschen von Cladophora usw. gesellen.“

Aus den angeführten Gründen sind weite Strecken der Ost- und Nordsee, der nordsibirischen Meere, des Mittelmeeres usw., ja auch großer Binnenseen im obigen Sinne vegetationslos; in ganz ruhigen Buchten aber, sowie auf dem Boden der Landseen finden sich auf Schlamm usw. bereits Diatomeen und kleine Grünalgen in großen Scharen ein. Besonders Naviculeen und andere bewegliche Formen überziehen dort den „Schlick“ oft so massenhaft, daß er (z. B. an Elbe- und Wesermündung bei Ebbe [s. a. Reichelt u. Schucht], ebenso in der Adria nach Lorenz) gelbbraun er-

scheint, und häufen sich in solchen Mengen an, daß schon Ehrenberg von einem Diatomeenschlick reden konnte, den er aus verschiedenen Häfen und Buchten sammelte und analysierte, indem er gleichzeitig den massenhaften Zuwachs berechnete. Auch in Süßwässern können natürlich Diatomeenanhäufungen in dieser Art erfolgen. Lauterborn sagt z. B. bezüglich des Oberrheins. „Noch viel artenreicher entwickelt sich die Mikroflora in dem stillen Hinterwasser der Kiesbänke. Hier wird der sedimentierte Rheinschlick bald von einem braungelben Diatomeenfilz übersponnen, der zum größten Teil aus beweglichen Formen wie Nitschia, Pinnularia, Pleurosigma u. a. besteht." Hierzu vergleiche man auch Karsten, Schütt u. a.

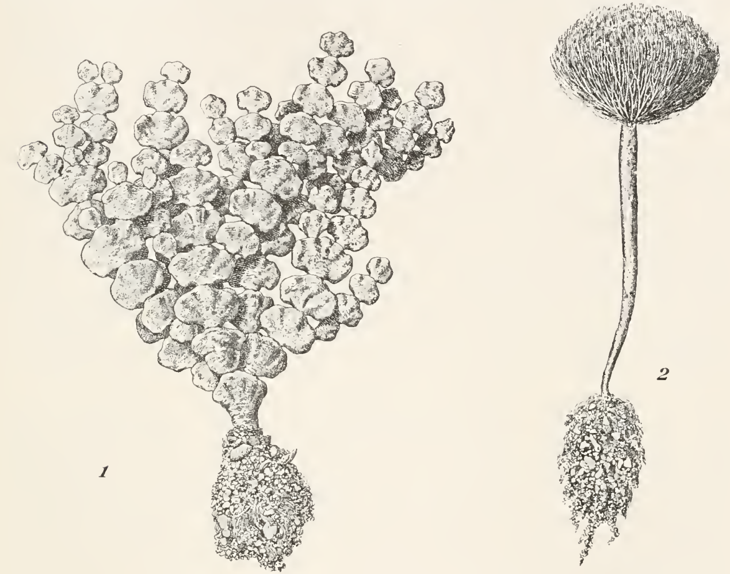



Fig. 670. n. Börgesen. 1 *Halimeda* (Ellis et Sol.). 2 *Penicillus capitatus* Lam.

Ob solche Ansammlungen direkt zur Entwicklung der Kieselguhrlager führten, oder ob es sich um sekundäre Zusammenschwemmungen handelt, übersehe ich nicht ganz.

Den Diatomeenanhäufungen auf schlammig-sandigem Grunde entsprechen solche von Desmidiaceen auf dem Boden von Moor-Seen, Tümpeln und Gräben. In den aufgelockerten und aufgeschwemmten Torfmassen leben, wie bekannt, zahlreiche Vertreter jener Familie, und da auch sie beweglich sind, haben sie, wie die Naviculeen u. a., die Möglichkeit, stets auf die Oberfläche des lockeren Bodens emporzukriechen, selbst wenn sie einmal infolge schwacher Bewegungen des letzteren zugedeckt werden.

Ruhiger Sand- und Schlammboden trägt aber oft mehr als Diatomeen und Desmidiaceen. Jedem Botaniker, der Neapel besuchte, dürften die Caulerpa-Wiesen im Golf von Bajae und an ähnlichen Orten bekannt sein, und noch weit ausgiebiger sind die Caulerpa-Bestände, welche Börgesen für Westindien, Svedelius für Ceylon schildert. Schlammige Küsten,

Lagunen, die stillen Räume zwischen den Korallenriffen, werden von ihnen massenhaft besiedelt, und manche vertragen geradezu eine teilweise Verschüttung durch den Schlamm (Caulerpa verticillata u. a.). Solche Arten stehen im schärfsten Gegensatz zu den Fels-Caulerpen, welche das Gestein der Riffe selber bewohnen und ganz anders geartete Rhizome aufweisen (s. SVEDELIUS).

Die Genossenschaft der Caulerpa verticillata erinnert lebhaft an diejenige der Vaucheria Thureti, welche u. a. für Irland (COTTON) und Island, wie auch für Nordamerika (DAVIS, JOHNSON) beschrieben wird. Die Fäden wuchern in Schlamm und entsenden oft nur ihre Spitzen über denselben, trotzdem fruchten sie gut und reichlich. Zur Vaucheria gesellen sich Rhizoclonium riparium, Enteromorphen, Cladophoren, und abgelöst wird sie oft auf weite Strecken durch Cyanophyceen, vor allem durch Microcoleus chthonoplastes. GOMONT, COTTON u. a. haben die „gesteinsbildende" Arbeit derselben geschildert.

Eine etwas ansehnlichere Gruppe stellen gewisse Halimeden, Aurainvillea, Penicillus u. a. dar. Auf seichtem Schlammstrand, der von ruhigem Wasser über den größten Teil des Tages gedeckt ist, in Lagunen und sonstigen geschützten Stellen entsenden jene Algen aus ihrer Basis eine gewaltige Menge verzweigter Fäden, welche sich in dem weichen Grunde ebenso ausbreiten wie die Wurzeln höherer Pflanzen in der Gartenerde, und wie man letztere mit dem ganzen Wurzelballen herausheben kann, so lösten auch schon lange die Sammler jene Siphoneen mit dem ganzen basalen Fadensystem aus dem Meeresboden heraus (Fig. 670), man sah die Verkettung desselben mit zerbrochenen Muschelschalen und anderem Detritus. Erst SVEDELIUS und BÖRGESEN haben aber die Standortsverhältnisse hübsch aufgeklärt (s. a. HOWE).

Im Süß- und Brackwasser sind die Characeen das Seitenstück zu den Caulerpen. Mit ihren Rhizoiden, mit der Basis ihrer Stämme, auch mit ihren Vorkeimen schieben sie sich durch den sandigen oder schlammigen Grund der Seen und Tümpel. So entstehen dann in den großen Süßwasserseen (z. B. im Bodensee) gelegentlich gewaltige Unterwasserwiesen, die fast ausschließlich aus Chara oder Nitella aufgebaut sind. Starken Wellenschlag vertragen auch sie nicht, und schon starke Strömung hemmt ihr Wachstum; die Charen fehlen im Bodensee, wo die Strömung des Rheins eine ausgiebige wird.

Ganz von selbst schließen sich hier die Seegräser im weitesten Sinne, d. h. die Zosteren, Posidonien u. a. an, jene Meeresphanerogamen, welche vermöge ihres kriechenden Rhizoms im schlammigen, sandigen oder „grusigen" Meeresboden festen Fuß fassen können. Während Posidonia oft in nennenswerten Tiefen die wärmeren Meere bewohnt, bedecken Zostera-Wiesen den relativ ruhigen Boden der nordischen Gebiete. Für die dänischen Gewässer hat u. a. OSTENFELD, für die irischen Küsten COTTON diese Genossenschaft behandelt, für die Adria TECHET und SCHILLER, für Nordamerika DAVIS, JOHNSON und YORK usw. OSTENFELD weist darauf hin, daß die Zosteren im „muddigen" Boden einen üppigeren Wuchs haben als auf sandigem und steinigem. In salzreichen Meeresabschnitten sind sie im Norden vergesellschaftet mit roten und braunen Algen, in salzärmeren Gebieten gesellen sich zu ihnen Cladophoren, Enteromorphen, Ulven usw., und im typischen Brackwasser beginnen Characeen auf der einen Potamogeton pectinatus, Ruppia, Zanichellia, Najas, usw. auf der deren Seite die Zosteren zu verdrängen.

Diese Phanerogamen alle interessieren uns deshalb, weil sie die Unterlage für größere und kleinere Algen schaffen, für Diatomeen, dann für Ceramien, Ectocarpus und andere, welche zu gewissen Zeiten die Blätter mit einer dichten Hülle umgeben, für Melobesien und andere Krustenalgen, welche oft in Masse helle Flecke hervorrufen usw.

Im gleichen Sinne wirken im reinen Süßwasser Phragmites, Scirpus, Juncus, Nymphaea, Nuphar, Potamogeton usw.; auch sie tragen ja teils fädige, teils krustenförmige Algen, und schließlich gewähren die Stelzwurzeln der Mangroven im beweglichen Schlamm der Flußmündungen einer charakteristischen Algengenossenschaft die unerläßliche Grundlage.

Algenoasen in der Sandwüste kann aber, außer den erwähnten „Zostereten", jeder feste und festliegende anorganische Körper hervorrufen. Jedes Steinchen, das aus dem Sande oder Schlick hervorschaut (Fig. 671), jeder Pfahl einer Hafenmole, einer Landungsbrücke oder einer Badeanstalt kann zu einer Siedelungsstätte für ein Algenbenthos werden. Solche Miniaturoasen sind wohl am ausgeprägtesten dort zu finden, wo leere Schalen von Mollusken oder diese selbst im lebenden Zustande an mäßig bewegten Orten auf dem Boden liegen. So gibt Kjellman an, daß im Skagerrak sich seine Tilopteris-Formation (und auch die Punctaria-Gruppe) in 9—18 m Tiefe auf Boden finde, der Ton mit lebenden und toten Muscheln usw.

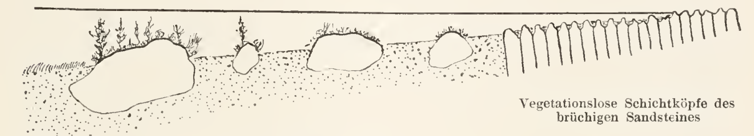



Fig. 671 n. Techet. Skizze aus der Adria.

aufweist. Sernov fand ungeheuere Mengen von Phyllophora auf Muschelschalen im Schwarzen Meer. Von Algen auf Austerbänken erzählt Sauvageau.

Ähnlich schildert Svedelius das Vorkommen von Desmarestia, Sphacelaria, Polysiphonia u. a. an Schwedens Westküste, und Cotton erzählt von den Fucus-„Farmen" in Irland. Wo der bewegliche Strand durch Holz oder Steine gefestigt wurde, siedelt sich Fucus in solchen Mengen an, daß er abgeerntet und als Dung verwertet wird.

Im natürlichen Verlauf der Ereignisse geraten natürlich Kiesel, größere oder kleinere Geschiebe in den Sandgrund der Meere mit Seegrasvegetation und flugs treten größere Algen auf diesen auf, z. B. in Nord- und Ostsee Fucus, Chorda filum, Halidrys, Laminaria saccharina, auch Furcellaria, Phyllophora, Polysiphonia, Rhodomela u. a. (Petersen). Halimeda, Codium, Colpomenia, Dictyota in Indien (Svedelius), Cystosiren u. a. in der Adria (Techet), (Fig. 671), Fucus in Amerika (Johnson).

Die durch Wasser oder Eis abpolierten Kiesel häufen sich vielerorts in solchen Massen, daß sie den Boden fast völlig bedecken. Dann ist von einer Seegrasformation natürlich keine Rede mehr, an ihre Stelle treten andere Genossenschaften, die Cotton für Irland beschreibt. Mehr oder weniger flache und im wenig bewegten Wasser ruhende Kiesel tragen an gewissen Orten Ralfsien, Aglaozonia, Petroderma, Lithophyllum incrustans, Melobesia u. a., an anderen Plätzen erscheinen grüne, braune und rote reich und fein verzweigte Algen wie Cladophora, Ectocarpus, Dictyosiphon, Polysiphonia, Delesseria usw.

Wo der Grund zwischen den Kieseln sichtbar wird, erinnert sie an Kjellmans Tilopteris-Formation; wo die Steine dicht liegen, treten an den irischen Küsten auf ihnen ausgedehnte Bestände der Laminaria saccharina auf, die Krallen derselben umklammern einen oder mehrere Steine zugleich. Natürlich vertragen auch sie keine Brandung, und wo einmal starke Bewegung herrscht, werden die Tange mitsamt den umklammerten Kieseln fortgeführt; das gleiche gilt für Fucus, ja für Nereocystis (Frye), wenn sie ähnlich wachsen.

Dasycladus kommt bei Neapel wie im Quarnero auf Steinen vor (Lorenz, Techet), welche in Sand oder Schlamm halb eingebettet liegen; bringt man dieselben herauf, so haften oft große Sandmassen zwischen den Wirtelästen. Man kann sie abspülen, ohne daß die Pflanze leidet. Was wir hier im kleinen beobachten, zeigt sich in anderen Meeren in weit größerem Umfange. Cotton führt eine Genossenschaft des Rhodochorton floridulum auf. Die Algen sitzen auf Gestein fest, zwischen ihren Verzweigungen sammelt sich sehr reichlich Sand, ohne daß die Pflanzen Schaden leiden, ja diese lösen sich nicht selten los und bilden „Bälle“, in welchen Sand und Algenfäden gemischt sind.

Auch gewisse „Sandlöcher“ (Sand-pools) tragen in Irland (Cotton) eine charakteristische Vegetation, in ihnen findet sich Polyides rotundus, Ahnfeltia plicata, Gracilaria, Furcellaria faestigiata u. a., sie alle sitzen mit den Haftorganen auf Gestein, werden aber von Sand umspült und vertragen die Eindeckung durch diesen recht weitgehend. Dasselbe scheint mir von der Furcellaria-Formation (Kjellman, Kylin) zu gelten, die im Skagerrak und Kattegat ausgedehnte Bestände bildet. Sie kommt auch in der Ostsee häufig vor, und beim Dredschen holt man mit den Algen immer große Sandmengen herauf. In dieser Gruppe finden sich neben der Charakterform Polysiphonien, Chondrus, Phyllophora, Delesseria u. a. Das Ganze kann durch Vorherrschen der letzteren oder durch Auftreten eines ganz bunten Gemisches ein etwas abweichendes Aussehen erhalten, aber auch bei diesen Gruppierungen spielt wohl das Festnisten auf Steinen zwischen Sand, Gras und Mudde eine erhebliche Rolle, soweit ich sehe.

Eine etwas größere Fundstelle von Meeresgewächsen in der fast algenfreien Schlickwüste der Nordsee stellt Helgoland mit seinen Klippen dar, es gleicht einem Algengarten ebenso wie die Korallenriffe der Südsee, die auch oft genug aus weichem beweglichen Grunde aufragen.

Andere Inseln anderer Meere werden sich ähnlich verhalten. Sie führen dann hinüber zu den Schären und Klippen der nordischen Meere, zu den Felsküsten des Südens usw., kurz zu jenen Stätten, welche seit alters als Fundgruben für Algen bekannt sind. Hier ist an geeigneten Plätzen das Gestein so dicht mit Algen bedeckt, daß das Substrat nicht mehr direkt gesehen wird, und wenn der Name nicht so unschön wäre, könnte man hier mit Lorenz von einem „Tangicht“ reden, das alles überzieht.

Kein Gebiet aber ist einheitlich. In allen Meeren und an allen Küsten wechseln reiche Standorte mit armen eben auf Grund des Substrates, das ihnen geboten wird. Arm ist die Nordsee deutschen Anteils, ebenso die Ostsee, zumal in ihren südlichen Teilen, reich sind die Felsenküsten der Bretagne, der englischen Inseln, Skandinaviens und Islands, aber auch bei ihnen schieben sich algenärmere Strecken ein, z. B. zeigt Island (Jónsson) in seinem Algengürtel eine große Lücke an dem östlichen Teil der Südküste; in Schweden fällt Halland sanft gegen das Meer ab und besitzt wenig Algenwuchs. Bohuslän dagegen hat Schären und viele Algen. Der amerikanische Kontinent ist ganz verschieden in Ost und West be-

züglich seines Algenreichtums, das Feuerland und das Behringsmeer kontrastieren gegen Brasilien und andere Länder, und so geht es in Asien und Australien, ohne daß es möglich wäre, hier alles auszuführen.

Mögen die Küsten aus Granit oder Gneiß, aus Kalk oder Dolomit bestehen, das macht, soweit man bislang weiß, in der Besiedelung durch Algen keinen Unterschied, höchstens scheint gelegentlich die Härte des Gesteins in Frage zu kommen. Chodat gibt wenigstens an, daß an den Küsten der Insel Man Fucus mit Vorliebe auf dem weicheren Kalkgestein keime, während er die härteren, weißen Adern in demselben meide.

Skottsberg fand in den antarktischen Gebieten den Quarz-Diorit frei von Algen, weichere Lagen zwischen demselben aber mit Kalkalgen bedeckt, die sich sehr schön von der harten Umgebung abhoben. Johnson und York fanden bei Woods Hole gewisse Granitblöcke frei von Algenwuchs. Den Grund dafür geben sie freilich nicht an.

Dazu paßt im gewissen Sinne eine Angabe von Stockmeyer, wonach Desmonema Wrangelii Born. et Flahault, eine Bachalge aus der Gruppe der Cyanophyceen, nur in Gneißgebieten auftritt, in anderen geologischen Formationen aber nur dann gefunden wird, wenn Gneißblöcke sich in diese verirrt haben.

In den Tropen sind die Korallenriffe nicht selten arm an Algen, freilich keineswegs immer (Svedelius); es mag sich in jenen Fällen um eine Verdrängung der Algen seitens der wachsenden Korallen handeln, jedenfalls fand Svedelius an den gut wachsenden Ästen der Gattung Madrepora kaum Algen, dagegen fanden sich solche reichlich an den älteren, nicht mehr wachsenden bzw. absterbenden Regionen der Stöcke ein. Diese wurden zum Teil ganz von Corallinen bedeckt, oder von Halimeda, Ceramium, Valonia u. a. besiedelt. Börgesen bestreitet das freilich für Westindien.

Im einzelnen sind solche Dinge leider noch wenig untersucht. Im allgemeinen glaube ich, daß die Algen bezüglich des Substrates überhaupt nicht wählerisch sind. Viele kommen auf lebendem wie auf totem Boden vor, und in einem späteren Kapitel wird noch berichtet werden, daß endophytische Formen auch auf leblosem Materiale durchaus fortkommen.

## 2. Wasserbewegung.

### A. Die Außenwelt.

#### 1. Wellenschlag.

##### *a)* Die Zoneneinteilung.

An allen Küsten, an welchen Ebbe und Flut regelmäßig wechseln, zeichnet der Stand des „Hochwassers“ eine obere Grenze, die Flutmarke, und der des „Niedrigwassers“ eine untere, die Ebbemarke. Die Zone zwischen beiden, welche im Laufe eines Tages zweimal auf mehrere Stunden bloßgelegt wird, nennt Kjellman die Litoralregion. Was auf diese nach unten hin bis zur Tiefe von 40 m folgt, ist die sublitorale Zone, und letztere wird wieder durch die großen Tiefen, die elitorale Region abgelöst.

Andere Forscher haben die Grenzen jener Zonen etwas abweichend festgelegt. Die etwas verwickelten Bezeichnungen von Lorenz u. a. lasse ich beiseite, weise aber auf diejenigen von Jónsson hin. Flut- und Ebbemarke sind bekanntlich in den Springtiden weit auseinander gerückt. Ihre Entfernung nähert sich dem Durchschnitt jeweils zwischen Spring- und Nipptiden, wird aber klein in den letzteren. Danach wird zur Zeit der

Springtiden, d. h. etwa während eines Viertelmonats, eine Zone an den Küsten periodisch freigelegt, welche sonst bedeckt bleibt. Jónsson nennt sie untere Litoralzone, im Gegensatz zu der oberen, welche jahraus jahrein zweimal am Tage entblößt wird. Die Algenvegetation verhält sich in diesen beiden Zonen nennenswert verschieden. Ob diese für den Norden zweckmäßige Einteilung überall erforderlich sei, steht dahin. Scheinbar hinfällig wird das alles in Meeren, welche Ebbe und Flut nicht deutlich erkennen lassen. Indes kann man mit Kjellman als Litoralregion eine Zone bezeichnen, welche bis zu einer Tiefe von 3—4 m unter den höchsten Wasserstand hinabreicht. Mag dieselbe auch nicht regelmäßig entblößt werden, so liegt sie doch recht häufig frei, wenn Winde oder andere Faktoren ein Fallen des Wassers herbeiführen.

Die Algen der Litoralregion müssen vermöge der Eigenart ihres Standortes nicht bloß einen mehr oder weniger langen Aufenthalt in der Luft vertragen, sondern sie müssen sich auch mit der Wasserbewegung abfinden. Wie sie das erstere tun und wie sie äußere Form und inneren Bau den Wellen anpassen, soll später erörtert werden, hier fragt es sich nur, welche Standorte die Bewegung des Mediums den einzelnen Tangen anweist.

### β) Die einzelnen Gebiete.

#### Nordische Meere.

Wir greifen zur Erledigung dieser Frage einige Beispiele heraus und wenden uns zunächst an die nordischen Meere, weil in diesen die Bewegung des Wassers eine besonders ausgiebige ist. Sie ermöglicht es sogar gewissen Arten, weit über die Flutmarke hinaus zu gehen und ein Leben fast wie Landpflanzen zu führen.

#### Spritzzone.

In Island (Jónsson) wie in Skandinavien (Foslie) nimmt den höchsten Platz an den Felsküsten die Genossenschaft der Prasiola stipitata ein, in welcher, wie der Name andeutet, die eben genannte Form dominiert. Sie steigt oft mehrere Meter über das Hochwasserniveau empor, ja Prasiola crispa wird noch 10—12 m über diesem angegeben. So vermögen sie sich unter die Landpflanzen zu mischen, welche gegen das Ufer hinabsteigen, und vor allem vergesellschaftet sich diese Pflanzengruppe mit Flechten (Verrucaria maura u. a.), welche bis in die litorale Zone oft weit vordringen. Dauernd mit Wasser bedeckt sind jene Algen niemals, meist müssen sie sich mit den Spritzern begnügen, welche die Brandung an den Felsen emporjagt, sie würden an ihrem Standort kaum aushalten, wenn die Luft jener Gebiete nicht sehr feucht und sie selbst befähigt wären, Austrocknung weitgehend zu ertragen; kann man sie doch bisweilen in der Hand zerreiben.

Wir sind über die Prasiola-Arten nicht gerade erstaunt, weil sie ja auch im Binnenlande an feuchten Orten oft genug vorkommen; ungewöhnlicher erscheint uns das Vorkommen von Porphyra in der Spritzzone. Kylin fand z. B. Porphyra umbilicalis bis zu 2 m oberhalb der mittleren Wasserlinie an der Westküste Schwedens, und Börgesen weist dieselbe Art sogar 10—15 m über dem Wasserspiegel an den umbrandeten Felsen der Faeröer nach, und anderswo, z. B. in Norwegen, ist es ähnlich, ja eine Porphyra-Genossenschaft zeigt sich nach Svedelius an den Küsten von Ceylon. Darüber später.

Mit den eben genannten Formationen wechselt stellenweise, oft unter Bevorzugung etwas beschatteter Orte, die Genossenschaft der Hildenbrandtia. Sie kann wie die vorhergehenden im Spritzwasser weit über

das Niveau emporsteigen; das ist nicht so auffallend, weil in sie auch Flechten eingehen, besonders Verrucaria maura, und ähnliche Verrucaria-Arten treten massenhaft mit der Hildenbrandtia zusammen auf.

In weiten Gebieten des Nordens begegnet uns (KYLIN, SVEDELIUS, ROSENVINGE, BÖRGESEN, JÓNSSON u. a.) eine Formation, welche JÓNSSON als die der Fadenalgen nicht unzweckmäßig kennzeichnete. Ulothrix flacca, Urospora mirabilis und Bangia sind die Hauptvertreter. Sie leben an der oberen Grenze der Litoralregion, steigen, wo mäßige Brandung herrscht, über das Normalniveau empor, werden bei beginnender Ebbe rasch entblößt und bilden dann „seidige“ Überzüge sowohl an vertikalen Felswänden als an gerundeten und abpolierten Steinen. Dabei dürften die zu oberst liegenden Fäden, mehr oder weniger verklebt, die unteren vor Vertrocknung schützen. Ob diese Genossenschaft extreme Brandung verträgt, ist mir zweifelhaft, mir scheint, sie liebe Wasser, das über mäßig geneigte Flächen leicht hinwegrollt oder am Steilufer — für gewöhnlich wenigstens — sich langsam auf und ab bewegt. So dringen diese Formen in Fjorde u. a. weit vor, und so erscheinen verwandte Algen in den Süßwasserseen. Z. B. finde ich eine wohl nicht bedeutungslose Ähnlichkeit zwischen den Ulothrix-Beständen der Ostsee und denen des Bodensees. Cladophora und Spirogyra adnata treten hinzu (s. KIRCHNER und SCHROETER).

Ähnliches wiederholt sich nach DAVIS an der amerikanischen Küste bei Woods Hole und gewiß an anderen Orten.

Ganz ähnlich wie Ulothrix und Bangia leben die Cladophoren und Acrosiphonien, die an vielen Küsten ausgedehnte Bestände bilden (s. z. B. JÓNSSON, DAVIS u. a.). Wenn sie bei Ebbe frei liegen, ist das Gewirr der Äste mit Wasser durchtränkt und schützt so das Ganze gegen Austrocknung, höchstens die peripheren Teile leiden etwas.

Leicht beweglich durch seinen besonderen Bau, kommt Nemalion an den schwedischen Küsten, in der Ostsee (KYLIN, SVEDELIUS) wie auch im Mittelmeer (LORENZ, BERTHOLD) ganz nahe an der Oberfläche und an recht exponierten Orten vor; es flutet dort wie die Bangien u. a. In Irland aber findet sich Nemalion nach COTTON in der unteren Hälfte der Litorialregion bei einer Tiefe von 5—6 Fuß, auch die Cladophoraceen scheinen mir in den Meeren, welche Ebbe und Flut deutlich zeigen, durchschnittlich tiefer zu wachsen als z. B. in der Ostsee, im Skagerrak und im Kattegat. Bryopsis endlich, im Mittelmeer so charakteristisch für die obere Litoralregion und dort bewegt wie die Ulothrix und die Cladophoren steigt in Bohuslän und Halland in die sublitoralen Tiefen hinab. Berücksichtigen wir ferner, daß die Cladophoren — und zwar die nämlichen Arten — teils an geschützten, teils an bewegten Orten vorkommen, so erhebt sich die Frage, ob immer allein die Wasserbewegung für den Standort der genannten und vieler hier ungenannten Algen verantwortlich sei. Wir werden für die vorhergehenden wie für die folgenden Zeilen bekennen müssen, daß sich die Wasserbewegung für unsere Beobachtung in den Vordergrund schiebt und deshalb als solche vielleicht etwas zu hoch bewertet wird.

In dieser Richtung deuten auch die Vorkommnisse in den Felslöchern, die von den englisch schreibenden Forschern als Tidepools bezeichnet werden (s. KYLIN, BÖRGESEN, COTTON, JÓNSSON, SKINNER u. a.). Wenn nämlich das Wasser bei Ebbe zurücktritt, bleiben mehr oder weniger große Vertiefungen in den Felsen gefüllt, ja durch die Brandung können solche Bildungen weit über dem Normalniveau wenigstens zeitweilig mit Seewasser versorgt werden. Je nach dem Platz, an welchem sich die „Pfützen“ befinden, wächst in ihnen eine ganz verschiedene Pflanzenwelt. Diese hängt

insofern von der Wasserbewegung ab, als die Keime der Algen oder Stücke des Thallus durch die Spritzer auch in die höchsten Löcher befördert werden, während dieselben Gebilde in den tiefer gelegenen Pools gleichsam als Relikte bei Ebbe zurückbleiben. Ist das einmal geschehen, so wird die Wasserbewegung keinen nennenswerten Einfluß mehr auf die Weiterentwicklung ausüben. Hierfür kommen Salzgehalt, Erwärmung und Licht in Frage. Darüber später; hier nur der Hinweis auf die Angaben der oben genannten Gelehrten, wonach in den Pools mit recht wenigen Ausnahmen Algen wachsen, welche auch für bewegtes Wasser charakteristisch sind.

Den Pools in gewissem Sinne vergleichbar sind die Lagunen, die kleineren und größeren Brackwasserbehälter und ähnliches. Sie gehen fast unmerklich über in die Süßwassertümpel und Miniaturseen des Binnenlandes. In ihnen allen fehlt naturgemäß eine den Wellen Widerstand leistende Vegetation, was dort vorkommt ist unverkennbar auf Ruhe gestimmt. Aber die mangelnde Bewegung allein macht es auch nicht. Wenn z. B. Chorda, Ulva u. a. an ganz geschützten Stellen im Brackwasser leben (Kylin, Oltmanns), wenn sie sich z. B. mit faulendem Seegras zusammenfinden, so entscheiden über dies Zusammensein zweifellos Stoffe, welche die eine Alge verträgt, die andere nicht. So ist es auch wohl mit den Algen, welche in dem trüben, kaum jemals wechselnden Wasser der Lagunen (Börgesen) leben.

Alle bislang behandelten Genossenschaften bauen sich aus kleineren Algenformen auf. Nun aber werden sie an den Küsten der nordischen Meere durch größere Tange abgelöst, die eigentlich der Algenwelt dort erst das Gepräge geben, ich meine die Fucaceen- und die Laminarien-Formation, von denen die erste der litoralen, die andere der sublitoralen Zone angehört.

### Litorale Zone.

Die Fucaceen bedecken die Küsten der Nordsee und des Atlantischen Ozeans in Europa wie in Amerika — soweit festes Substrat einen Ankerplatz bietet — mit einem oft mehrere Meter breiten Gürtel, und bei Niedrigwasser gewähren die auf dem Gestein ausgebreiteten Fucus-Arten oder die von den Felsen herabhängenden Riemen der Himanthalia usw. einen eigenartigen Anblick. Der Fucaceengürtel ist bisweilen so dicht, daß er schon von ferne erkannt werden kann, wenn man sich zu Schiff der Küste nähert.

Zu oberst in dieser Zone findet sich die Genossenschaft der Pelvetia und des Fucus spiralis, sie bildet meist nur ein schmales Band, dessen obere Hälfte aus Pelvetia, dessen untere oft scharf abgesetzt aus Fucus spiralis besteht (Fig. 672). Die schärfste Brandung meidend, suchen die Tange doch starke Wasserbewegung auf und lassen sich von dieser umspülen, auch wenn sie, wie das häufig der Fall, über der Hochwassermarke leben. Bei Windstille freilich fehlt ihnen die Benetzung, sie werden dann ohne Schaden knochentrocken; wie Flechten wachsen sie bei Benetzung weiter. Pelvetia kann durch Fucus Areschougi ersetzt werden (Kylin). Nach unten schließt sich die Gesellschaft des Fucus vesiculosus an, welche ein längeres Freiliegen nicht mehr erträgt. In der von ihr eingenommenen Zone folgen ziemlich regelmäßig von oben nach unten aufeinander:

Fucus vesiculosus,
Ascophyllum nodosum (Fig. 673),
Fucus inflatus (Fig. 674),
Fucus serratus.

Diese Anordnung bleibt erhalten, solange die Wasserbewegung ein gewisses mittleres Maß nicht übersteigt. Wo aber stärkere Brandung

herrscht, wo Brecher über das Gestade rollen, überhaupt wo häufig schwere See steht, verschwindet Fucus vesiculosus und sucht Schutz hinter Felsen, er steigt ja auch mit Vorliebe in die Fjorde und in andere stille Meeresabschnitte hinauf. Wo Fucus vesiculosus verzichtet, ersetzt ihn Ascophyllum nodosum, und wenn auch diesem die Brandung zu kräftig wird, können gewisse Formen von Fucus inflatus den obersten Platz einnehmen. Fucus serratus bleibt immer an der untersten Stelle.

So liegen die Dinge in Island (Jónsson), sie wiederholen sich, wie schon gesagt, überall, wo die Fucaceen überhaupt zu leben befähigt sind, aber nur dort, wo die Küsten einigermaßen regelmäßig geformt sind, kehrt eine schöne Zonenanordnung wieder, sonst wird das Bild häufig genug durch Abweichungen in der Gestaltung des Strandes usw. gestört. Auch die Angaben der Algologen wechseln besonders über die Art der Exposition.



Fig. 672. n. Jónsson. *Pelvetia canaliculata* (oben), *Fucus spiralis* (unten) an der isländischen Küste.

Da objektive Maße für die Stärke der Wellenbewegung fehlen, hat hier natürlich die subjektive Beurteilung weiten Spielraum.

In den Fucaceen-Gürtel steigen die Algen der Spritzzone oft in ganz erheblicher Menge hinab, z. B. kommen Hildenbrandtia rosea und die Verrucarien — als Schattenpflanzen — oft in ausgedehnten Beständen unter den Fucaceen vor. Solche Untervegetation präsentiert sich weiter nach Jónsson in Gestalt eines Sphacelarietums, Polysiphonietums, Gigartinetums usw. Auf unseren Tangen selber lebt fast überall Elachistea fucicola, und viel auffallender noch sind die Ectocarpeen (Ectocarpus-Arten, Pilayella usw.), welche zumal im Frühling Teile der Fucaceen mit einem dichten braunen Pelz einhüllen, vielfach auch auf die benachbarten leblosen Unterlagen derart übergreifen, daß sie fast alles bedecken. Das sieht man im ganzen Norden, in der Ostsee usw. In gewissen Gebieten tritt noch Polysiphonia

fastigiata hinzu, aber nur verankert in den Randgruben des Ascophyllum nodosum.

Jónssons untere Litoralzone muß hier unberücksichtigt bleiben, so interessant sie in vieler Beziehung ist. Dagegen darf die Genossenschaft der Himanthalia nicht vergessen werden, welche man wohl

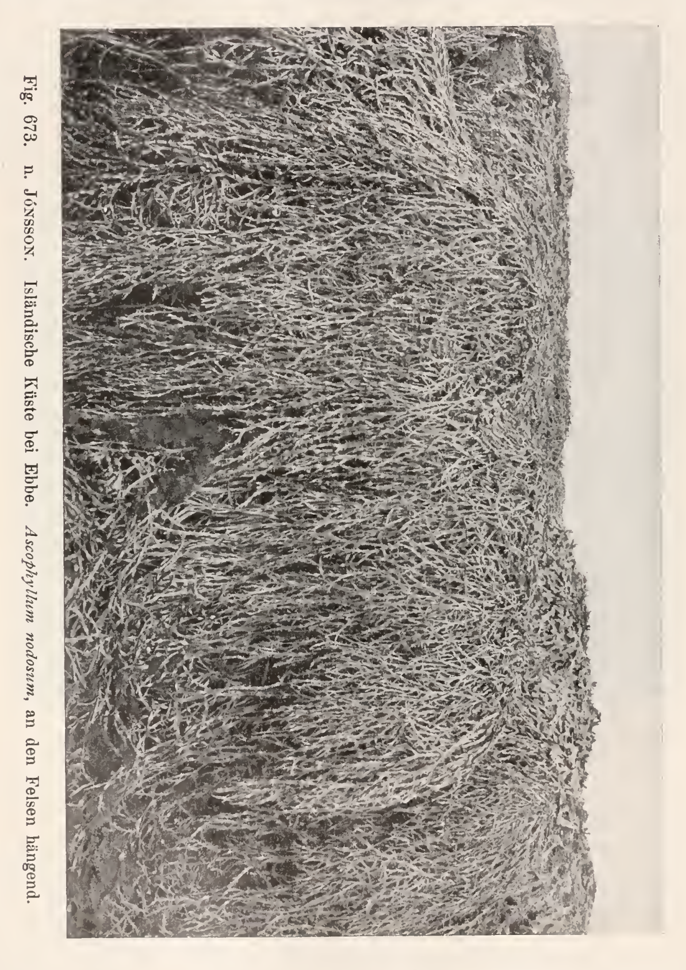


Fig. 673. n. Jónsson. Isländische Küste bei Ebbe. *Ascophyllum nodosum*, an den Felsen hängend.

noch zur unteren Litoralzone rechnen darf. Der Riementang bildet an vertikalen Felswänden einen Gürtel von nur einem Fuß Breite. Dieser liegt meist unmittelbar über der normalen Niedrigwassermarke, nach mehrfachen Angaben (Börgesen) vertragen diese Tange längeres Trockenliegen nicht. Sie verlangen erhebliche Bewegung, doch gehen die Angaben darüber

auseinander, ob auch die schärfste Brandung vertragen werde (Cotton, Börgesen, Kylin, Wille u. a.).

Ungefähr in der gleichen Höhe wie die Himanthalien findet sich an den englischen und irischen Küsten eine hübsche Corallineen-Formation. Sie beginnt ungefähr in der Mitte zwischen der Hoch- und Niedrigwassermarke und erscheint an stark exponierten Stellen als ein Gürtel von dichten Polstern, in welchem die mit Muscheln untermischten Corallinen der Art nach kaum unterschieden werden können. Unter leichtem Schutz gegen die Wogen entwickelt sich der Thallus besser, und man erkennt nun Corallina squamata, welche die Hauptmasse bildet, daneben C. officinalis. Wo die Bewegung geringer wird, tritt aber C. squamata zurück und C. officinalis entwickelt sich reichlicher in schönen Exemplaren. Vergesellschaftet mit den beiden Corallinen finden sich Lithothamnion Lenormandi, Lithophyllum incrustans



Fig. 674. n. Jónsson. Bild von der isländischen Küste bei Ebbe. *Ascophyllum nodosum*, an den Felsen hängend, darunter *Fucus inflatus*, dem Gestein anfliegend.

und Lithothamnion polymorphum, und zwar sitzt die erstgenannte Art zu oberst, die letzte zu unterst, sie steigt bereits in die sublitorale Region hinab. L. incrustans bevorzugt in hohem Maße die „Pools". Alle erwähnten Algen vertragen längeres Austrocknen nicht.

In Island, auf den Faeröern usw. wird eine so scharf abgesetzte Genossenschaft nicht angegeben, es fehlt auch Corallina squamata. Immerhin kommt Corallina officinalis auch dort ungefähr in der gleichen Höhe vor, und Jónsson beschreibt ihre Anwesenheit in exponierten Lagen; jedoch in Vertiefungen, welche von Felsen umgeben, der stärksten Bewegung entzogen sind. Hier gedeiht unsere Kalkalge massenhaft. Sie steigt in ziemlich hoch gelegene „Pools" empor, um hier wiederum deren Boden zu bedecken, andererseits umrahmt eine Corallina-Genossenschaft die Felshöhlen, indem sie sich auf deren Rändern ansiedelt, falls diese nicht zu starker Bewegung ausgesetzt sind. Nach allem aber scheint sich Corallina in ver-

schiedenen Gebieten etwas verschieden zu verhalten, oder aber sie kann sich mit allen Bewegungsformen des Wassers abfinden, nur mit den stärksten nicht (s. a. Börgesen).

Sublitorale Zone.

Wenden wir uns zur sublitoralen Zone! In dieser sind Laminariaceen die Charakterpflanzen. Von der Niedrigwassermarke bis zu einer Tiefe von 30 und mehr Metern zieht sich um alle nordischen Küsten ein breiter oft auf lange Strecken völlig zusammenhängender Gürtel solcher Tange, der geradezu einen unterseeischen Wald mit Unterwuchs und Epiphyten auf Stamm und Blatt darstellt.

An den Faeröern (Börgesen) nimmt Laminaria digitata den obersten Platz ein. An den offenen Küsten steigt sie dort, wo die Brandung ständig über die Felsen rollt, einige Fuß über die Niedrigwassergrenze empor, ist aber auch unterhalb derselben offenbar in ständiger Bewegung. Laminaria digitata bevorzugt mäßig geneigte Felsen, wo solche senkrecht abstürzen, findet sie keinen Platz, sie wird hier ersetzt durch Massenbestände von Alaria esculenta, die ebenfalls recht hoch steigt und bei Springtide in einer fast einen Meter breiten Zone frei an den Gesteinsmassen herabhängt.

An die Alaria- und digitata-Genossenschaft setzt sich nach unten Laminaria hyperborea in fast noch größeren und dichteren Beständen als diese an. Sie wächst am schönsten bei 8—20 m Tiefe und sucht wie L. digitata leicht geneigte Felsflächen an stark bewegten Orten. Bei sehr niedrigem Wasserstand schauen die aufrechten Stiele gerade über die Wasserfläche hervor, die Laubflächen hängen an diesen herunter.

Im grellsten Gegensatz zu allen diesen Arten gedeiht Laminaria faeroeensis an stillen Plätzen zwischen den Inseln, nach Börgesen an Orten, die auch bei Sturm wenig bewegt werden. Etwas mehr Bewegung mag Laminaria saccharina vertragen, aber auch sie liebt zumal in ihrer breiten Form (½ Meter breit, mehrere Meter lang) stille Buchten, Fjorde und Meerengen, solange diese ruhig sind; wo in diesen starke Strömung regelmäßig einsetzt, verschwindet z. B. an den irischen Küsten die Laminaria saccharina und Lam. digitata tritt an ihre Stelle (Cotton). An ruhiges Wasser gebunden ist auch in manchen Gebieten Saccorrhiza dermatodea.

So scheiden wir fast von selber zwei Artengruppen voneinander. Die erstgenannten leben in stark bewegtem, die anderen in ruhigem Wasser, tatsächlich ist auch Lam. hyperborea immer auf bewegte, Lam. faeroeensis stets auf stille Standorte angewiesen. Die übrigen Formen aber binden sich nicht so genau an unser Schema. In Island rückt Lam. saccharina (Jónsson) oft in die oberste Sublitoralzone neben Alaria und drängt Lam. digitata weiter nach unten, Saccorrhiza schiebt sich mit Lam. saccharina in Irland zwischen Lam. digitata und Lam. Cloustoni (Cotton). Alaria esculenta geht gelegentlich weit in ruhige Fjorde hinein, und in Norwegen wie an der schwedischen Westküste (Kylin, Wille, Foslie) ergeben sich noch weitere Abweichungen. Das alles ist bei den genannten Autoren nachzusehen. Hier sei nur erwähnt, daß mit der Eroberung abweichender Standorte auch gewisse Formänderungen verbunden sind. Davon später noch einiges.

**Amerika.**

Die atlantischen Küsten Nordamerikas bis hinunter etwa zum Cap Cod zeigen (Farlow, Davis, Johnson) ungefähr den gleichen Typus wie die Gestade Nordeuropas, ja im stillen Ozean, soweit er die Vereinigten Staaten und Kanada bespült, finden sich starke Anklänge an das, was auf

den vorstehenden Seiten erzählt wurde. MUENSCHER z. B. fand auf San Juan Island (im Staate Washington nahe der kanadischen Grenze) in der Spritzzone eine Endocladia-Formation mit reichlichen Mengen von Porphyra perforata, ihr folgt an der oberen Grenze der Litoralregion die Genossenschaft des Fucus evanescens, in welcher auch Gigartina mamillosa stark hervortritt und in welche Porphyra ziemlich weit eindringt. An geschützten Orten herrscht eine Ulva-Formation. In dieser sucht Ulva Lactuca die ruhigsten Plätze aus, Hedophyllum geht in etwas bewegteres Wasser, Amphiroa tuberculosa und Corallina officinalis tun das gleiche. Am interessantesten ist die Laminarien-Formation. Der Reihe nach kommen Alaria und Cystophyllum, dann Laminaria bullata — in ruhigem Wasser Lam. saccharina — Costaria, Agarum, Cymathere und zu unterst Nereocystis Lütkeana zur Beobachtung; letztere bevorzugt bewegtes Wasser, in welchem auch der Ebbe- bzw. Flutstrom stark zur Geltung kommt (s. a. FRYE), das sind unter anderen die Sunde zwischen Inseln.

Das Gegenstück zu Nereocystis in den antarktischen Meeren ist unverkennbar Macrocystis, der Tang, welcher gewaltige Stürme und riesige Wellenbewegungen aushält, er wächst wohl am tiefsten von allen, etwas flacher und vielleicht auch etwas ruhiger stehen die Lessonien. Im übrigen ist mir über die Algenformationen der südlichen Halbkugel so wenig bekannt, daß ich mich nicht darüber äußern mag. Ich vermute, daß sie an diejenigen der Nordmeere, dem Wesen nach, stark anklingen, wenn auch die Namen wechseln.

### Tropische und subtropische Meere.

In den wärmeren Meeren fehlen die Laminarien so gut wie ganz, und von den Fucaceen ist vorzugsweise die Gruppe der Cystosiren und Sargassen zugegen. Damit sind waldartige Unterwasserbestände fast ganz ausgeschaltet, alles hat einen niedrigeren Wuchs. Deshalb braucht die Vegetation nicht ärmer zu sein, wie SVEDELIUS neuerdings scharf und gewiß richtig betont hat.

Finden sich auch in älteren Werken manche Angaben über Wachstumsweise tropischer Algen, so geben uns doch die Publikationen von SVEDELIUS und BÖRGESEN (hier auch Lit.), wie auch die von WEBER, VAN BOSSE und GEPP die besten Anhaltspunkte über das Vorkommen tropischer Algen. Zu spät erhielt ich die Arbeit von MC. CAUGHEY über Hawai.

An der stark exponierten Außenseite des Riffes von Galle wachsen zur Zeit des N.-O.-Monsuns Chnoospora fastigiata und Champia ceylanica; sie liegen bei Ebbe stundenlang frei und erhalten dann nur einige Spritzer. Etwas tiefer, aber doch stark umbrandet, stehen Laurencia ceylanica und Rhodomela crassicaulis; etwas schwächere, aber doch noch sehr erhebliche Bewegung verlangen die eigenartige Corallopsis Opuntia, Gracilaria corticata u. a. Hier rücken also auffallend viele Florideen in die Brandungszone ein. Zu den Zeiten des S.-W.-Monsuns erscheint in Menge an den indischen Küsten die Porphyra suborbiculata (s. oben), und in besonders bemerkenswerter Weise tritt um jene Zeit rings um die Riffe Dermonema fasciculatum auf. Die Alge liegt bei Ebbe frei, sie hat fast dieselbe Stellung wie Pelvetia (S. 287).

Ganz anders schaut die Algenwelt auf der Innen-(Lee)-Seite der Riffe drein. Zeitweilig ist dort das Wasser recht wenig bewegt, aber bei hohem Wasserstand brechen doch die Wogen über die Riffkämme hinweg und setzen auch die Räume hinter ihnen in Bewegung; dasselbe geschieht durch die Öffnungen, welche ja in dem Kranz des Riffes nirgends fehlen.

Auf Ceylon finden sich unter dem Riffkamm lebende Korallen, und den Kampf mit diesen führen Caulerpa clavifera, C. nummularia u. a. (**1**, 410). Dazu kommen Valonia fastigiata, Bryopsis u. a., vor allem aber Dictyosphaeria (**1**, 365), welche in ganz charakteristischer Weise zwischen die Korallen eingeklemmt erscheint. So Svedelius. Börgesen fand in Westindien auf lebenden Korallen keine Algen. Beide Forscher stimmen darin überein, daß tote Korallenbänke weit reicher an Pflanzenwuchs sind. Sie bilden meist Erhebungen (Kämme), welche auch bei Ebbe noch gerade vom Wasser bedeckt sind. Auf solchen, wie auch auf Steinen, die natürlich nicht anders wirken als die toten Korallen, sah Svedelius bei Galle Caulerpa laetevirens v. laxa, die in starker Wellenbewegung genau so flutete wie Nemalion oder die Fadenalgengenossenschaft des Nordens. Börgesen beschreibt aus sehr bewegtem Wasser in Westindien die forma clavigera der Caulerpa racemosa, die sich mit ihren Rhizomen und Sprossen dicht an Korallen, Corallineen usw. anpreßt.

Ähnlich wie Caulerpa laetevirens und zum Teil mit dieser wachsen Bryopsis-Arten, Chaetomorpha u. a. Diese bilden innen vor den Riffkanten zusammenhängende Bestände und zwischen diesen siedeln sich stellenweise Claudea (**2**, 305) Mertensia (**2**, 306), Sebdenia u. a. an. Etwas mehr Schutz verlangt Ulva fasciata, aber sie geht niemals an so stille Plätze wie sonst die Ulven. Eine gewisse mittlere Wasserbewegung suchen die Sargassen, die — nicht selten mit Turbinaria gemengt — gewaltige Bestände bilden, welche im Wasser hin und her schwingen. Von solchen Standorten führen dann alle Übergänge hinüber zu den ganz stillen Buchten und Lagunen, in welchen wegen mangelnder Bewegung auch ein Wasserwechsel unterbleibt. Das Medium wird dann oft trübe. Hier gedeihen die Seegräser oder die Schlamm- und Sandalgen.

Das Mittelmeergebiet hat Berthold in seiner klassischen Arbeit über den Golf von Neapel geschildert und in dieser bereits grundsätzlich das dargelegt, was heute für alle anderen Küsten als maßgebend anerkannt werden muß. Wenn wir abweichend von der ersten Auflage dieses Forschers Befunde zuletzt bringen, so geschieht es, weil uns scheinen will, als ob die durch die Stürme des Nordens und den Monsun der Tropen bedingten Ausschläge größer sind als die im relativ ruhigen Golf von Neapel, zudem steht dieser in gewissem Sinne in der Mitte zwischen Nord und Süd.

Im Golf gibt es eine Spritzzone mit Bangia und Porphyra wie im Norden, die Normalalge der Brandungszone (litoral) ist Corallina mediterranea, welche in einem dichten Gürtel die frei exponierten Felsen umzieht. Wo stärkste Brandung herrscht, steigt sie zu einer Tiefe von 7 m hinab, wo die Bewegung schwächer wird, schrumpft die Genossenschaft zu einem schmalen Bande zusammen, das schließlich an ruhigen Orten ganz schwindet. Im Binnengolf wird Corallina von Gelidium corneum abgelöst, im Außengolf tritt Cystosira crinita an seine Stelle, wenn die Bewegung etwas schwächer wird. Noch etwas geschütztere Orte verlangen Cystosira ericoides, Cystosira abrotanifolia u. a., auch Sargassum linifolium usw. Diese Standorte scheinen mir an die Wohnplätze der Sargassen in den Tropen zu erinnern, wenn auch vielleicht die Mittelmeerformen etwas mehr „Ruhe“ verlangen als diejenigen der Tropen. Die Cystosiren aber scheinen mir Formen zu sein, deren Standort fast allein durch die Bewegung diktiert wird, gibt doch Berthold an, daß Cystosira discors in sehr ruhigen Lagen durch alle Tiefen häufig sei.

Alle vorgenannten Arten können mit abnehmender Bewegung durch Stypocaulon, Haliseris, Dictyota dichotoma u. a. ersetzt werden; in voller

Stille gedeihen noch Phyllophora nervosa, Halopteris, Dudresnaya, und alle diese Genossenschaften gehen dann an geeigneter Stelle in Posidonia-Wiesen oder Caulerpa-Bestände über. Berthold ordnet alle diese in eine Reihe, betont aber auch, daß die Verhältnisse nicht an jedem Ort leicht übersehbar sind. Ganz wie im hohen Norden schieben sich die Formationen durcheinander, wo eine mittlere Bewegung verschiedenen von ihnen das Dasein ermöglicht.

Schon Lorenz hatte für den Quarnero manches von dem gesagt, was Berthold — allerdings viel konsequenter — dartat. Techet und Schiller haben neuerdings jene Gebiete skizziert. Sie kommen grundsätzlich zu denselben Resultaten wie Berthold und Lorenz, im einzelnen geben sie noch manche interessante Daten. Sie beschreiben einen Cystosira-Gürtel an der Grenze des Niedrigwassers, erwähnen Catenella Opuntia als die am höchsten wachsende Alge, darunter Fucus virsoides, welcher nur im auftauchenden Gebiete lebt.

Aus den Angaben dieser Autoren ist auch sehr hübsch ersichtlich, wie die verschiedenen Stellen verschieden geformter Felsen, Klippen usw. mit ganz verschiedener Energie von den Wellen bespült werden und wie demgemäß sich die Algen plazieren. Behauene Granitblöcke oder Zementwürfel, wie sie bei Hafenbauten versenkt werden, tragen, davon kann man sich an der See leicht überzeugen, so lange sie frei liegen, an ihrer annähernd horizontalen Oberseite ganz andere Algen als an den vertikalen Wänden, und in analoger Weise werden natürliche horizontale Steinplatten ganz anders besiedelt als steil abstürzende Wände.

Lorenz hat auch wohl zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die Barren oder Riffe, welche den sandigen Küsten häufig vorgelagert sind, durch Abschwächung der Wellenbewegung gewissen Algen das Fortkommen ermöglichen. So wächst im Quarnerischen Golf Cystosira discors in den Tälchen hinter den Barren, und in der Ostsee boten mir gerade die Vertiefungen hinter den Riffen gute Gelegenheit zum Sammeln von Algen. Hier findet sich unter anderem die Furcellaria-Formation, die wir oben (S. 268) bereits gewürdigt haben. Alles, was hinter den Riffen, in Lagunen usw. wächst, lebt unter ähnlichen Bedingungen (Börgesen, Svedelius, Vickers, Mc. Caughey).

In den skizzierten Fällen sind die Wirkungen von Strom und Wogen zunächst mechanische; Energie der Wasserbewegung auf der einen, mechanische Gegenleistung der Algen auf der anderen Seite kommen in Frage. In diesem Sinne leistungsfähige Formen bleiben in Strom und Brandung fest und wachsen, schwächere werden gehemmt und suchen an ruhigeren Orten ihr Fortkommen.

Die Wachstumsstörungen durch Brandung usw., von denen wir reden, werden bei den meisten Algen schon in der Jugend erfolgen, besonders dann, wenn die Keimlinge unzureichend für jenen Zweck ausgerüstet sind, und deshalb treten sie in der Regel nicht augenfällig in die Erscheinung; gelegentlich lassen sich die Dinge aber doch an jungen wie an alten Pflanzen verfolgen (s. z. B. Schiller).

An älteren und größeren Tangen aber bemerkt sie auch der Laie. Die Pflanzen werden einfach weggerissen.

## 2. Mechanische Wirkung des Eises.

In nordischen Regionen kann die Bewegung des „Wassers in fester Form“ nicht verfehlen, ihren Einfluß auf die Algenvegetation geltend zu

machen. Agardh, Kjellman, Rosenvinge, Reinke, Svedelius, Davis, Skottsberg und viele andere berichten dann auch, daß Eisschollen und Blöcke, welche in der Litoralregion durch Wind oder Strömung an die Küsten getrieben werden, dort vermöge der Reibung eine mehr oder weniger saubere Polierarbeit besorgen.

Von dieser werden die großen, perennierenden Tange in erster Linie betroffen werden, weniger andere Formen, die sich über Winter im ein- oder wenigzelligen Dauerstadium befinden. Geschützt sind natürlich alle Algen hinter Felsen, in Klüften usw., in welche das Eis nicht hineintreibt. Im Frühjahr und Sommer werden die durch Eis gesäuberten Felsen und sonstigen Unterlagen meist sehr rasch durch kleinere schnellwachsende Arten, wie das z. B. Davis für nordamerikanische Küstenstrecken schildert, neu besiedelt. Diese können auch in eisarmen Wintern aushalten. Trotzdem bedeutet die Eiswirkung eine Schädigung vor allem für die großen Tange und Kjellman sucht z. B. die nachweislichen Unterschiede in der Algenflora Spitzbergens, Norwegens und Bohusläns aus Eiswirkungen wenigstens teilweise zu erklären. Die norwegischen Küsten bleiben bekanntlich im Winter fast oder ganz eisfrei, während man das von denen Spitzbergens nicht behaupten kann.

Deichmann und Rosenvinge freilich bezweifeln für Grönland eine Wirkung des winterlichen Eisgürtels (Isfod) auf die Algenvegetation.

## 3. Strömungen.

### a) Benthos.

#### Typische Strömungsalgen.

Brandung und Strömung sind zweierlei. Deswegen behandeln wir sie hier getrennt, obwohl manche Wirkungen derselben kaum auseinder zu halten sind. Das ergibt sich besonders für die Algen strömender Gewässer. Ulothrix, Cladophora, auch Lemanea und Chantransia bedecken den Boden der Bäche oft in riesigen Mengen — das ist allbekannt — sie kommen an und in den Wasserfällen vor, überkleiden Brückenpfähle, Wasserräder, die eingetauchten Teile der Schiffsbrücken, festes Gestein in den Strömen usw., ja es gesellt sich zu ihnen gelegentlich (vgl. z. B. Tscherning) eine Bangia.

Lauterborn sah Bangia atropurpurea an den Schiffsmühlen des Oberrheins, und zwar nicht am Körper der Schiffe, sondern nur an den Rädern, an welchen sie sich 6 Sekunden im Wasser und 25 Sekunden in der Luft befand.

Das alles läßt eine Ähnlichkeit mit dem Meere und den größeren Seen erkennen. Es handelt sich unzweifelhaft um die gleichen Ansprüche dieser Algen an Wasserbewegung. Wie sehr solche Formen auf diese angewiesen sind, zeigten außer den obigen Befunden Lauterborns auch Versuche von Klebs. Ulothrix wuchs ihm nur gut unter dem Tropfenfall der Wasserleitung und alles das läuft wohl auf Zufuhr von Sauerstoff hinaus und darin ist wohl der wesentliche Unterschied zwischen einem Bächlein und einem stagnierenden Tümpel gegeben.

Berthold findet in Kanälen zwischen Inseln usw. eine reichere Flora als in offenen Meeresabschnitten, z. B. beobachtete er in der „Bocca piccola", welche Capri von der sorrentiner Halbinsel trennt, noch bei 90 m Tiefe eine reiche Flora. Er führt das auf die dort laufenden Strömungen zurück. Das kommt im Grunde auf die Beobachtungen an den Rinnsalen

zwischen den Schären Norwegens oder Irlands nicht minder auf die Befunde bezüglich des Vorkommens der Nereocystis (S. 277) hinaus.

**Lithothamnien und Schnegglisande.**

Besonders eigenartig sind die Wirkungen der Strömung auf die Lithothamnien.

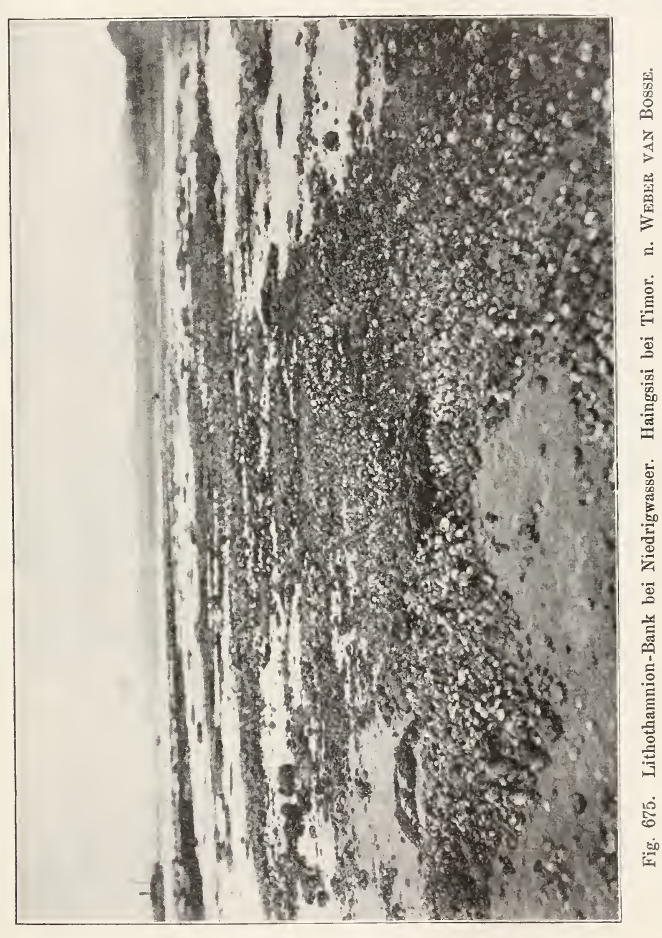


Fig. 675. Lithothamnion-Bank bei Niedrigwasser. Haingsisi bei Timor. n. Weber van Bosse.

Weber van Bosse erzählt von gewaltigen Bänken, welche diese knolligen Kalkalgen in den kleineren und größeren Wasserstraßen zwischen den Inseln Ostindiens bilden. Sie liegen bei niedrigem Wasserstand stundenlang frei (Fig. 675). Der Ebbestrom läuft in der einen, der Flutstrom in der anderen Richtung über sie hinweg und bringt sie zum Rollen

genau wie die Rheinkiesel, von welchen wir mit Lauterborn auf S. 264 sprachen. Hier kommt wohl noch eine mehr oder minder leichte Brandungsbewegung hinzu, welche ja jeden Anstieg des Wassers in der Gezeitenzone begleitet. Die Umlagerungen können keine gewaltsamen sein, sonst würden sie die zarten Florideen, welche auf den Knollen wachsen, zerstören, aber sie genügt, um die kugelähnlichen Körper mindestens von Zeit zu Zeit auf eine andere Seite zu legen.

In nördlichen Breiten liegen die gleichnamigen Algen bei Ebbe niemals frei, ziehen sich vielmehr bis auf Tiefen von 20 und mehr Metern zurück; nur an den irischen Küsten sind sie bei Ebbe mit der Hand zu erreichen (Cotton). Fjorde, Buchten usw. sind nach Kjellman, Rosenvinge, Jónsson, Cotton, Lemoine, Berthold u. a. die Stätten, an welchen die Korallinen — oder Nulliporenbänke — gefunden werden. Immer sind es Orte, an welchen der wenig geneigte Boden nicht felsig ist, sondern mehr oder weniger weich mit eingestreuten Steinen, Muschelschalen usw. Rosenvinge, Jónsson, Techet u. a. geben an, daß die Lithothamien zunächst an einer Unterlage festgewachsen sind. Diese kann als solche ins Rollen kommen (Muschelschalen usw.) oder es können sich Bruchstücke der Alge loslösen und ihrerseits die Bewegung beginnen. In allen Fällen entwickeln sich Lithothamnionkrusten mit den Warzen usw. auf der Oberseite der Unterlage; wird diese gewendet, so beginnt neues Wachstum auf der neuen Oberseite usf. (vgl. **2**, 266). Falls die Korallinen am Gestein festbleiben oder im Schlamm eingebettet unbeweglich liegen, erhalten sie nicht die Knollenform (Lemoine).

Die tiefwachsenden Algen werden nach Rosenvinge, Jónsson u. a. durch Unterströmungen bewegt. Daß die in der Tiefe liegenden Kalkalgen von der Wasserbewegung keineswegs unberührt bleiben, geht aus dem Umstand hervor, daß sie in Indien wie auch an den Küsten von Irland, Frankreich usw. durch Strömungen emporgerissen sich in großen Massen anhäufen und zu gewaltigen Bänken werden. Diese aber bestehen aus totem Material, das teils noch ganz ist, teils aber zu Sand zerrieben wird. Lemoine und Cotton machen hierüber besonders interessante Mitteilungen.

In verschiedenen Gegenden kommen verschiedene Lithothamnien in Frage. In Indien L. erubescens; in Irland, Frankreich usw. L. calcareum, daneben L. fasciculatum und incrustans, im hohen Norden L. glaciale usw. Ob dieselben Arten auch in ganz ruhigem Wasser vorkommen können, übersehe ich nicht ganz, nah verwandte tun es jedenfalls, ebenso die Lithophyllen (S. 275). Über die Hawai-Inseln s. Mc. Caughey.

Den Knollen der Korallinen müssen zweifellos die Schnegglisande des Bodensees an die Seite gestellt werden. Cyanophyceen heften sich auf Muscheln und Schneckenschalen unter Zwischenlagerung von Kalk fest. Die einzelnen Fäden sind radiär gestellt; ihre Spitzen dürften aus der Kalkmasse herausragen. Starke Strömungen im Rhein versetzten die Körperchen in rollende Bewegung, die Fadenspitzen werden abrasiert. Tritt bei schwacher Strömung wieder Ruhe ein, so werden die Massen meistens eine andere Seite nach oben kehren und diese wird bewachsen.

Zu gewissen Zeiten kommt auch die alte Oberseite wieder einmal nach oben, dann sprossen die radiären Fäden weiter und bilden, wiederum von Kalk umschlossen, neue Lagen auf den alten. Da die Grenze zwischen alt und neu sichtbar bleibt, entstehen Schichtungen; die Fäden der Algen bedingen radiäre Zeichnungen (Fig. 676). Baumann gibt eine Zusammenstellung der Literatur, wie auch der verschiedenen Auffassungen über die

Entstehung der Schnegglisande. Raddy beschreibt ähnliches für amerikanische Gewässer. Eine Abbildung, welche Cotton von den Lithothamnionsanden aus Irland gibt, gleicht äußerlich den Schnegglisanden auf ein Haar.

Es besteht kein Zweifel, daß die Lithothamnionknollen den Seeknödeln sehr ähnlich sind; sie unterscheiden sich aber dadurch, daß die Cladophorakugeln einer fast ununterbrochenen Bewegung ihr Dasein verdanken, während die Lithothamnion nur in größeren Zeitabständen ihre Lage wechseln.

**Migrationen.**

Die vom Sturm und Wellenschlag losgelösten Algen türmen sich teilweise an den ihrem Standorte benachbarten Küsten zu gewaltigen Haufen, derart, daß sie zu allerlei technischen Zwecken leicht gesammelt werden können; teilweise aber verbleiben sie im Wasser und gehen dann mit Hilfe von Strömungen auf die Wanderschaft, die sie oft weit von der Heimat weg an ferne Küsten entführt.

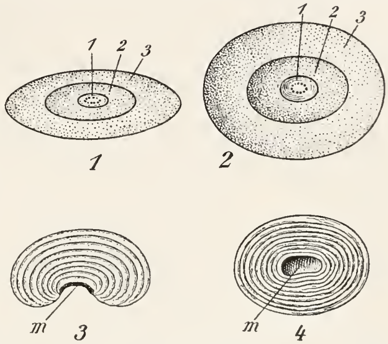



Fig. 676. Schnitte bzw. Schliffe von Schnegglisanden in verschiedenen Richtungen geführt n. Baumann. *1, 2, 3* Schichten verschiedenen Alters, *m* die Muschelschale an welcher sich die Algen ansetzten.

Für ein engeres Gebiet hat zunächst Schiller diese Frage geprüft. Er zeigt uns, wie eine ganze Anzahl von Algen, darunter Ulva Lactuca, Cladophora trichotoma, Valonia utricularis f. aegagropila, Cystosira barbata, Gigartina acicularis, Chondria tenuissima, Rytiphloea tinctoria, Halopithys pinastroides, Vidalia volubilis, sich im Golf von Triest vom Urstandort loslösen und sich an den verschiedensten Orten zu oft großen Beständen häufen. Immer ist es Sand- oder Schlickboden, der die Algen aufnimmt. Auf diesem pflegen sie in ständiger Bewegung zu sein. Das andauernde Rollen über den Meeresboden veranlaßt vielfach die Bildung von kugelförmigen Körpern. Diese sind mit den Seeknödeln (S. 86) durchaus vergleichbar; besonders die Valonien treten in dieser Form auf; auch Cladophora und Halopithys kann so erscheinen. Andere Arten freilich degenerieren ein wenig, z. B. Gigartina acicularis, Chondria tenuissima u. a. Im Gegensatz dazu werden die Ulven und auch manche andere Formen erheblich größer. Das ist eine Erscheinung, welche Johnson und York auch an der amerikanischen Küste wahrnahmen. Sie schildern, wie in Cold Spring Harbor die losgerissenen Ulven an geschützten Stellen gewaltige Dimensionen annahmen. Schiller nennt alle diese Gestalten Migrationsformen. Zu ihnen müssen dann auch die Ascophyllumvariatäten und vieles andere gezählt werden, die wir auf S. 66 erwähnten. An keiner der losgelösten Algenformen wurden Fortpflanzungsorgane wahrgenommen, und wenn die Bestände sich dauernd erhalten, so muß entweder eine vegetative Vermehrung einsetzen, oder es muß jahraus jahrein ein Zustrom losgerissener Stücke Platz greifen.

Was im Quarnero im Kleinen passiert, geschieht im Ozean im Großen. Das sieht jeder, der ein beliebiges Meer befährt, und deshalb liefen sogar

von Laien Berichte in großer Zahl hierüber ein. Mitten in der Ost- und Nordsee, im nordatlantischen wie im stillen Ozean wurden treibende Algen gesichtet. Die großen Tange mit Blasen und ähnlichen Höhlungen haben den Vorzug, doch bedarf es der lufterfüllten Hohlräume kaum. Fucaceen und Laminariaceen, oft mit zahlreichen Epiphyten bedeckt, fallen am meisten in die Augen, kleinere Formen fehlen nicht, kommen aber nicht so leicht zur Beobachtung, mögen auch leichter zerschlagen werden oder faulen. Börgesen, Rosenvinge, Kjellman, Kylin u. a. sammelten das Material über Algen, welche in nordischen Meeren trieben und strandeten, Setchell und Frye machen Angaben über die amerikanischen Küsten des Stillen Ozeans, Collins für Massachusets, Vickers für Barbados usw. Setchell endlich zeigt, wie Macrocystis von seinen Wohnorten in der Antarctik losgerissen mit Hilfe kalter Strömungen an weit entfernte Gestade getragen wurde. Lohmann sah sie noch vor der Mündung des La Plata treiben.

In Meeren mit sehr starker Eisbildung, z. B. in der Antarctik (Skottsberg), frieren viele Algen ein und treiben, in das Eis eingeschlossen, davon, um beim Auftauen wieder frei zu werden. Wieweit sie lebensfähig sind, entzieht sich der Kenntnis.

Die losgerissenen Algen sinken nah oder fern vom ursprünglichen Standort auf den Boden; sie werden, wo geeignete Strömungen vorhanden, über diesen weitergeschleppt, um schließlich alle oder größtenteils zugrunde zu gehen. Wenn aber die Dredsche sie vorher heraufholt, ist nicht immer festzustellen — besonders bei großen Tiefen nicht — ob die Alge festgewachsen war oder nicht. Das kann Irrtümer geben. Skottsberg wies u. a. darauf hin, daß die Algen, welche man in den arktischen und antarktischen Meeren aus Tiefen von 100 m und mehr fischte, nicht normal lebten; unter 40—50 m wachsen dort kaum noch Algen.

Soweit die treibenden Algen nicht zugrunde gehen, sammeln sie sich an geeigneten Orten zu Massenbeständen. Das bekannteste Beispiel bildet die Sargasso-See. Man weiß, daß verschiedene Arten dieser Gattung in großen Mengen die Ostküsten Nord- und Mittelamerikas, die Gestade der westindischen und der Bahama-Inseln bevölkern. Von diesen durch Brandung massenhaft losgeschlagen, türmen sie sich zum Teil an den Küsten auf, zum Teil aber trägt sie der Golfstrom hinaus in den Atlantischen Ozean. Vermöge der kreisenden Bewegung des ersteren häufen sich die Sargassen dann auf einem großen Gebiet (etwa zwischen Florida, den Azoren und den Kapverden) an, hier werden sie von den Seefahrern regelmäßig, bald in dichten, bald in lockeren Schwärmen angetroffen, aber niemals so reichlich, daß das Wasser völlig davon bedeckt wäre. Das ist die schon von Columbus vor Amerika entdeckte, von Humboldt und vielen anderen beschriebene, besprochene und befabelte Sargasso-See, über welche Krümmel in einer übersichtlichen Bearbeitung alle Literatur anführt.

Sauvageau freilich hält es nicht für sicher erwiesen, daß die Sargassen von den genannten Orten stammen. Die Formen seien systematisch nicht genügend untersucht.

Die Sargassum-Pflanzen wachsen zwar schwimmend noch fort, aber sie fruchten nicht und sinken, schließlich absterbend, unter den Wasserspiegel hinab, so daß auch hier gewaltsame Loslösung vom Standort mit dem Tode des Tanges endigt.

O. Winge freilich findet neuerdings eine jährliche Wachstumsperiode; er sagt, die Pflanzen bleiben sehr lange erhalten, dem Nachschub vom Lande her mißt er geringere Bedeutung bei als die meisten Forscher.

Auch Hentschel spricht von einem ausgiebigen Zuwachs der Sargassen. Er prüfte den Bewuchs der treibenden Pflanzen und fand auf ihnen zum Teil andere Organismen, als auf den an den Küsten festgewachsenen. Es muß also wohl ein Auswechseln der Begleitorganismen in die Wege geleitet werden. Diese können unterwegs das Schifflein verlassen oder besteigen, werden demnach auch von verschiedener Herkunft sein.

Nicht alles, was im Meere losgerissen herumtreibt, ist für die Fortpflanzung verloren, wo Zeit und Ort günstig sind, besiedeln die Bruchstücke, welche an irgendeiner Küste stranden, neue Standorte; wir zeigten ja (S. 83), daß jedes Bruchstück, jeder Alge Haftorgane treiben und sich weiter entwickeln kann. Je kürzer die Odyssee, um so leichter das Anwachsen. Demnach werden Niederlassungen an nahe gelegenen Küsten leicht vor sich gehen. Z. B. berichtet Janse, daß im Golf von Neapel „vertriebene“ Flachsprosse der Caulerpa an Stellen Fuß fassen, die nur einige Seemeilen vom Ursprungsstandort entfernt sind. Börgesen, Kylin, Svedelius, Setchell, Sauvageau, Rosenvinge, Fabre-Domergue, Okamura u. a., haben die Frage großzügiger gestellt und dahin beantwortet, daß auch über große Meeresabschnitte hinweg eine Auswechslung der Florenbestandteile stattfinden könne. Auf diese Weise werden die unverkennbaren algengeographischen Zusammenhänge zwischen Skandinavien, Großbritannien, Grönland, Irland, Spitzbergen usw. verständlich. Für andere Gebiete gilt gleiches.

Die Frage bleibt offen, wie weit Vegetations-, wie weit Fortpflanzungsorgane einen langen Transport überstehen. Im allgemeinen sind die ersteren wohl die robusteren, aber eine mit Haut umgebene Zygote, eine behäutete Carpo- oder Tetraspore wird auch nicht übermäßig empfindlich sein, etwas mehr vielleicht nackte Zellen. Sicher sind alle die letztgenannten Zellchen für Massenbesiedelung in der Nähe ausschlaggebend. Ich sah die Zygoten von Fucus vesiculosus bei Cuxhafen durch die Flutströmung in Massen auf Strand gesetzt und dann keimen. Davis schildert die Wiederbesiedelung der eispolierten Steinblöcke im Frühjahr bei Woods Hole, und andere Algologen haben gewiß ähnliche Wahrnehmungen gemacht.

Neben diesem Hauptmittel der Verbreitung sind natürlich auch andere vorhanden, z. B. mögen Wasserkäfer Algenkeime mitschleppen (Migula) oder Wasservögel Teile der Algen an Füßen, Schnabel und Gefieder fortschaffen (Borge). Börgesen gibt eine Anzahl von Algen an, welche an den Tieren gefunden wurden, und macht diese Vorgänge mitverantwortlich für die Besiedelung von Inseln und Inselgruppen zumal mit Süßwasseralgen.

Ein geeignetes Transportmittel sind schwimmende Holzteile und im größeren Maßstabe die Schiffe. Soweit sie nicht „kupferfest“ sind, bewachsen sie bei längerer Fahrt, und so können Algen, die sich in einem Hafen festgesetzt haben, ihre Fortpflanzungsorgane hunderte von Meilen davon entleeren. Voraussetzung ist, daß sie unterwegs keinen Schaden leiden. Je gleichmäßiger die Zusammensetzung und Temperatur der durchfahrenen Meere ist, um so mehr Aussicht auf Erfolg hat diese moderne Form der Algenverbreitung (s. Börgesen). Noch moderner freilich ist es, wenn Grammatophora marina mit Austernschalen, die aus einem Gasthaus herausgeworfen wurden, in einen Jura-See geriet, um dort weiter zu leben (Prudent).

## β) Plankton.

### Neritische Formen.

Prüfen wir das Plankton von Flüssen und Bächen, so finden wir in diesen meist eine große Anzahl pennater Diatomeen, z. B. Navicula, Pinnularia, Nitschia, Pleurosigma, Cocconeis, Licmophora usw. Es sind das Vertreter der Grund- oder Schlickdiatomeen, welche durch die Strömungen vom Boden losgerissen, oft auf weite Strecken fortgeführt werden. Grünalgen und Flagellaten können sich ähnlich verhalten. Jeder Bach und jeder Fluß aber kann seine besondere Flora zeigen, und diese bleibt unvermischt, autonom nach Kofoid, solange keine Zuflüsse da sind. Wenn aber zumal in größere Ströme Nebenflüsse münden, so muß eine Mischung entstehen. Das hat u. a. Kofoid für den Illinois River besonders betont; Skorikov hat dargetan, wie der Tosna-Fluß in die Newa Arten einführt, welche jener ursprünglich nicht eigen sind, und ähnliches steht in vielen Werken zu lesen. Das autonome Plankton kann durch solche Einflüsse angereichert werden; es kann aber auch eine Verdünnung aus planktonarmen Nebengewässern zur Beobachtung gelangen. Das Fluß- oder Potamoplankton entstammt aber, wie Lauterborn, Schroeder, Brehm, Kofoid, van Oye u. a. zeigten, nicht immer dem eigentlichen Flußbett; es wird vielmehr aus stillen Buchten, Altwässern, nur gelegentlich überschwemmten Gebieten usw. in den Hauptstrom hineingespült; ja, solche Gewässer sind nach jenen Forschern die eigentliche Heimat des Potamoplanktons. Kofoid bringt sogar auf Grund seiner Beobachtungen gewisse Maxima in Zusammenhang mit den Hochwässern, welche die Diatomeen usw. zu bestimmten Zeiten aus den ruhenden Gebieten herausspülen.

Was für die Altwässer und ähnliches gilt, gilt auch für die großen und kleinen Seen, welche durchströmt werden. Der Rhein z. B. nimmt Planktonten aus dem Bodensee mit, schleppt sie durch den Untersee und führt sie weiter hinab bis ins Meer. Dabei werden die relativ ruhenden Abschnitte der Seen weniger affiziert als die stark strömenden; z. B. unterscheidet sich das Plankton des Gnadensees, jenes vom Rhein nicht direkt durchflossenen Abschnittes im Untersee, sehr deutlich nach Lauterborn von dem des Rheinstromes.

Die Limmat reißt aus dem Zürichsee ebenfalls Planktonten mit usw. Haben die Seen eine verschiedene Flora, so können die Abkömmlinge derselben sich wiederum in den Hauptströmen zusammenfinden. Lauterborn vermißte im Bodensee und im Rhein unterhalb Konstanz bis zur Mündung der Aare bei Waldshut Tabellaria fenestrata var. asterionelloides, Oscillatoria rubescens, Melosira islandica subsp. helvetica u. a. Sie erschienen seit dem Jahre 1906 zum Teil massenhaft im Rhein unterhalb der Aare-Mündung, mischten sich unter das alteingesessene Plankton und breiteten sich bis zum Niederrhein aus. Ihre Herkunft aus dem Zürichsee war deutlich, hier wurde sie erstmalig im Winter 1904/05 in großen Mengen gesichtet (Bally).

Mit Tabellaria und Melosira sind schon Formen genannt, welche eigentlich nicht mehr als Grunddiatomeen angesprochen und einer Navicula z. B. nicht gleichgesetzt werden dürfen. Es sind das Schwebeformen, welche den Grund nur ausnahms- oder zeitweise berühren. Zu ihnen gehören auch Botryococcus, Asterionella, Cyclotella, Dinobryon usw. Sie alle sind die typischen Planktonorganismen größerer und kleinerer Seen. In Nord und Süd zugegen, werden sie besonders in den Seen am Nord- und Südfuß der Alpen gefunden; ja sie steigen empor in die Bergseen, wiesen sie doch Brehm

und Zederbauer hoch oben in den Ostalpen nach, entdeckte sie doch Steiner u. a. im Bachalpsee bei mindestens 2000 m ü. d. M.

Solche Formen können dann natürlich aus den Seen in die Flüsse gelangen, um ein besonderes Element des Potamoplanktons zu bilden. Jenes muß natürlich nicht überall zugegen sein, und wird z. B. in der Oder (Schroeder), in der oberen Donau (Brunnthaler) usw. vermißt.

Große, zumal träge dahinziehende Flüsse, z. B. die Wolga (Bolochzew), Elbe (Selk), Illinois (Kofoid), der Oxus und Jaxartes (Ostenfeld), können jene echten Planktonten auch autonom führen; sind also nicht auf den Bezug aus Seen angewiesen. Der Amu Darja enthält sogar Chaetoceras Wighami, Campylodiscus u. a. S. auch Mc. Caughey über Hawai.

Die Grunddiatomeen werden durch die Ströme natürlich auch in die offene See hinausgeführt und bleiben dort erhalten. Sofern sie den Salzgehalt vertragen, mögen sie auch in ferne Welten geführt werden, genau so wie die Sargassen und alles andere, was sich vom Benthos in der See herumtreibt.

Wie in den Flußbetten durch die Strömung, so können in den Seen und im Meere die Grunddiatomeen durch Wellenschlag, Zirkulationen des Wassers usw. vom Boden losgelöst werden und lange Zeit schweben. Das kann zu gewissen Zeiten in gewaltigem Umfange erfolgen, und Schmidle betont z. B., daß die im Nyassasee schwebenden Algen fast alle dem Grunde entstammen. Auch im Aralsee ist nach Ostenfeld die Hochsee arm an Plankton, zumal an spezifischen Arten; alles was sich dort findet, ist aus den Flüssen und den Küstengewässern dorthin getrieben.

Die Grunddiatomeen, von welchen wir reden, gehören den Pennatae an, in die Gruppe der Centricae zählen aber schon die oben erwähnten Cyclotellen usw. Das sind Vertreter der echten Planktonten, zu welchen sich viele andere Diatomeen, Flagellaten, Protococcoideen usw. gesellen. Sie alle lassen die charakteristischen Schwebevorrichtungen erkennen, welche wir unten noch im einzelnen schildern werden. Nach ihrer Entwicklung und ihrer Lebensweise lassen sie zwei verschiedene biologische Gruppen erkennen, welche Haeckel veranlaßten, zwischen holoplanktontischen und meroplanktontischen Formen zu unterscheiden. Die letzteren bilden Ruhestadien, welche nach ihrer Bildung absinken, weil ihnen Schwebevorrichtungen fehlen, die ersten besitzen von solchen Dingen nichts.

Ich erinnere an die Dauersporen von Chaetoceras und vieler anderer Diatomeen, an die Zygoten der Volvocales, die Cysten der Peridineen und so fort. Bei Ablauf der Vegetationsperiode gebildet, rufen sie nicht selten einen „Regen" hervor, welcher dem Leichenregen vergleichbar ist. Man braucht nur einmal einige auf Chaetoceras bezügliche Kurven bei Lohmann anzusehen, und dann die Arbeit von Huber und Nipkow zu lesen, nach welcher im Bodenschlamm des Zürichsees ausgiebige Schichten von Ceratium-Cysten zu finden sind.

Alle diese Ruhestadien müssen zur gegebenen Zeit keimen und ihre Keimprodukte müssen dann wieder in höhere Regionen emporgeführt werden. Das können nur Strömungen machen, welche aufwärts gerichtet sind. Aber das Meroplankton kann auch nur dort auf die Dauer gedeihen, wo es nach der Ruheperiode die Oberfläche, oder doch hinreichend belichtete Wasserschichten wieder erreichen kann, d. h. an den Küsten oder über unterseeischen Bänken, die nicht zu tief liegen. Z. B. hat die auf S. 242 erwähnte Faerö-Bank reichlich solche Algen aufzuweisen.

Man hat mit Haeckel die Mikroorganismen, die wir hier besprechen, als neritisch bezeichnet und es wäre nun zu fragen, wo überall man sie zu suchen hat.

Von Beginn der Planktonforschung an haben die Gelehrten dieser Frage ihre Aufmerksamkeit gewidmet, Hensen und Schütt erörterten das wichtigste im Anschluß an die Plankton-Expedition, Cleve, Gran u. a. machten entsprechende Beobachtungen in nordischen Meeren. Fast alle Forscher, welche die großen Meeresexpeditionen mitgemacht oder deren Material berarbeitet haben, erzählen von dem Auftreten neritischen Planktons weitab von den Küsten, man witterte Landnähe, wenn man dieses fing. So stellte die Valdivia-Expedition besagte Gruppe vor Sumatra fest, Lohmann verfolgte sie bei der Ausreise der „Deutschland" weit hinaus und weit vor Südamerika meldeten sie sich als die ersten Lotsen. Gran und andere wissen vom neritischen Plankton der Nordmeere ähnliches zu berichten.

Alles das aber zeigt ein charakteristisches Merkzeichen. In den Zeiten der Hochproduktion gehen die neritischen Planktonten weit über ihre „Heimat" hinaus. Durch Strömungen werden sie von den seichten Stellen, an welchen ihre Ruhestadien den Boden erreichen, in Gebiete der Hochsee hinausgeführt, in welchen sie auf die Dauer nicht leben können. Schütt sagt, daß sich alljährlich ein Strom von Grunddiatomeen in das Meer ergieße, um dort zu sterben. Die zurückgelegten Entfernungen werden mit 300 Seemeilen und mehr angegeben. Einige Einzeldaten mögen das erläutern.

Chaetoceras contortum ist überall an den Küsten Norwegens, der Faeröer, Islands usw. zu finden, sie verirrt sich aber selten weit in die See hinein, Chaetoceras cinctum dagegen verhält sich anders, sie wird oft in der offenen See fern vom Lande gefunden, nach Gran deswegen, weil sie zu einer Zeit ihr Maximum hat, in welcher Schichten leichteren Wassers von den Küsten weit in das Meer hinausfließen. Die Norweger fanden sie in Mengen nördlich von den Shetlandinseln bis zum 64. Breitegrad. Dorthin muß sie von Schottland aus gelangt sein. In isländischen Küstengewässern wird sie ebenfalls gefunden und geht von dort bis an die Grenze des Treibeises. Thalassiosira Nordenskiöldii, nach Gran an den seichten Küstenmeeren Nordeuropas heimisch, wird ebenfalls weit über die Shetlandsinseln ins Meer hinausgetrieben. In den Polarmeeren erscheint sie in der offenen See massenhaft. Gran erklärt das damit, daß Sporen im Treibeis eingeschlossen, mit diesem weit fortgeführt werden und sich weiter entwickeln, wenn es schmilzt.

An der Eiskante, oder in der Nähe der Küsten im hohen Norden sind Nitschia frigida, Melosira hyperborea u. a. heimisch. Sie gelangen nach Gran in südlicher gelegene Regionen des Nordmeeres und können gelegentlich polare Strömungen anzeigen.

Auf der Valdivia-Fahrt fand man nur einige Fangstellen nach Karsten auch bei großem Abstand von der Küste völlig frei von neritischen Beimengungen. Die geringste Zahl an solchen entfiel auf den Canarenstrom, und zwar deswegen, weil das Wasser in diesem aus dem Ozean gegen die Küste strömt. Dagegen führten sowohl die Guinea-Strömung wie auch die letzten Ausläufer des Benguela-Stromes neritische Formen mit sich, nur die weitest hinausgeschobenen Stationen waren frei davon.

Die Gewässer um Südafrika zeigten reichlich Neriten, diese schwanden aber mit dem Eintritt in die Antarktik sehr schnell. Die Küsten der Bouvet-Inseln hatten kaum irgendeinen Einfluß, bei den Kerguelen aber traten Biddulphia, eine besondere Rhizosolenia und richtige Grundformen auf.

Mit dem Eintritt in den Indischen Ozean schwinden neritische Planktonformen, die Cocos-Inseln aber ließen u. a. dieselben wieder hervortreten, ebenso die Annäherung an Sumatra usw.

LOHMANN fand bei der Ausfahrt aus dem Hafen von Pernambuco zunächst nur neritische Formen. In etwa 30 km Entfernung von jenem lebten Küsten- und Hochseeformen nebeneinander, seewärts schwanden die ersten, landwärts die anderen.

Besonders Chaetoceras gewann nur in der Flachsee Bedeutung. Die Coccolithophoriden, welche ja typische Hochseebewohner sind, gehen bei Annäherung an die Küste ganz gewaltig zurück. Zahlreiche leere Schalen zeigen sogar ihr Absterben an. Die Zahl ihrer Arten sinkt auf 1 herab, während sie in der Hochsee 11 beträgt.

Die neritischen Arten können (GRAN) mit Hilfe von Strömungen über die hohe See von einer Küste zur anderen, sei es in Gestalt von vegetativen Zellen oder von Sporen, getrieben werden. Am neuen Platz angekommen, werden sie zugrunde gehen oder aber sich vermehren und auf diese Weise kann dann eine solche Form Fundorte besiedeln, welche bisher von ihr ganz frei waren. Dies ist ein vollendetes Seitenstück zu den Wanderungen und Neuansiedelungen der Benthos-Algen, von welchen wir auf S. 285 sprachen.

**Ozeanisches Plankton.**

Will man das Verhalten der Holoplanktonten gegenüber den Strömungen verstehen, so darf man nicht die kleine Welt betrachten, sondern man muß sich die großen Meeresströme ansehen, welche in den Ozeanen fast weltumspannend kreisen. Schon die Challenger-Expedition hatte manches über die Verbreitung der Planktonten in jenen aufgezeigt, aber HENSEN und SCHÜTT haben doch wohl zuerst die Beziehungen zwischen Strömung und Plankton klar gelegt, ihnen folgte die Valdivia-Expedition und besonders hat LOHMANN durch seine Untersuchungen auf der „Deutschland" unsere Kenntnisse vertieft. Wichtige Beiträge für die nördlichen Meere lieferten nordische Forscher, die wir weiter unten nennen.

Alle jene Gelehrten sprechen von Florenreichen, Florenbezirken, Genossenschaften usw., sie übertragen ganz mit Recht das, was wir auf dem Lande gewohnt sind, auf die Meere. Denn es hat sich immer mehr gezeigt, daß jeder Meeresabschnitt, daß vor allem alle die verschiedenen Strömungen ihre spezifischen Vertreter mit sich führen, also Charakterpflanzen besitzen, wie jeder Kontinent bzw. Teil desselben.

Man könnte das alles in Karten eintragen; mit LOHMANN aber mag man sich auch in die tiefsten Tiefen des Meeres versetzt denken, dann würden sich beim Blick nach oben die Planktonten wie mehr oder weniger dichte Wolken, Schwärme usw. am Himmel abheben, und das wäre nichts anderes, als wenn man die Landvegetation vom Flugzeug aus betrachtet. In beiden Fällen bleibt die Verteilung der Organismen annähernd konstant.

Der indische Ozean ist ein einheitliches Gebiet (KARSTEN). Strömungen sind zwar vorhanden, aber da sie bezüglich Temperatur und Dichtigkeit nicht wesentlich differieren, ist auch keine Differenzierung des Planktons wahrzunehmen. Das trifft aber für den Atlantischen Ozean keineswegs zu. LOHMANN sagt, daß das Plankton der kalten, von dem Pol kommenden Ströme „ein ganz anderes sei, als dasjenige der warmen, den äquatorialen Stromzirkeln angehörenden Ströme. Beide haben kaum eine Art gemeinsam, ersteres ist artenarm, letzteres sehr artenreich".

Wiederum verschieden sind einzelne Stromkreise. Der südäquatoriale beherbergt andere Genossenschaften als der nordäquatoriale und diese Unterschiede bleiben konstant, solange als die Ströme für sich laufen, sich mit anderen nicht berühren und mischen. Falls aber letzteres einsetzt, kann ein Übertritt und Ausgleich in die Wege geleitet werden.

Was nun die Charakterpflanzen der großen Gebiete betrifft, so kann man etwa folgendes sagen. Der Guineastrom beherbergt nach KARSTEN langhörnige Ceratien der Tripos inversum- und volans-Formen und Ceratium reticulatum Pouchet var. contorta Gourret. LOHMANN findet in ihm äußerst wenig Coccolithophorideen. Für die nord- und südäquatorialen Ströme sind aber gerade sie zusammen mit den Peridineen die Charakterpflanzen, sie werden in ihnen oft in der zehnfachen Menge gefunden, wie im Guineastrom. Vielfach aber ist ein scharfer Unterschied in den Arten der Zirkelströme zu erkennen, so gibt LOHMANN von Coccolithophoridae, Syracosphaera dentata und Calyptrosphaera oblonga u. a., für die Strömungen der nördlichen, Coccolithophora fragilis, Umbilicosphaera mirabilis und Deutschlandia anthos für die Stromgebiete der südlichen Hemisphaere als charakteristisch an. Trichodesmium kennzeichnet durch massenhaftes Auftreten den Guineastrom und den südlichen Teil des nordatlantischen Stromgebietes. Daraus ergibt sich schon, daß die genannten und andere Arten nicht im ganzen Stromkreis vorkommen müssen. So nimmt Rhabdosphaera hispida von den Azoren nach dem Süden konstant ab, während die genannte Coccolithophora und Deutschlandia nach Süden hin in ihrem Stromgebiet zunehmen.

In kalte Strömungen gehen die Coccolithophoridae nur in ganz geringem Umfange, fast allein von allen Verwandten geht Pontosphaera in den Falklandstrom, im Benguelastrom treten sie auch ganz zurück und an ihrer Stelle erscheinen dort Chaetoceras, Synedra und Thalassiosira nach KAKSTEN als Charakterpflanzen. Das aber ist ganz allgemein. In den kühleren Strömen und Stromanteilen überwiegen die Diatomeen derart, daß LOHMANN angibt, die Diatomeen der Tropen verhalten sich zu denen des Nordens unter gewissen Umständen wie 1:45. Freilich darf nicht verschwiegen werden: in kühleren Stromabschnitten nehmen auch die Coccolithophoridae zu, aber sie bringen es in letzteren doch nur auf die doppelte Menge dessen, was im wärmeren Wasser vorhanden ist.

Wie ist nun die Verteilung der Planktonten in der Strömung? LOHMANN hat die in Fig. 677 wiedergegebenen Schemata durch sorgfältige quantitative Bestimmung gewonnen. Die „Deutschland" durchfuhr an bestimmten Stellen den Nord- bzw. Südäquatorialstrom senkrecht zu seiner Längsrichtung. Die Zeiten innerhalb welcher das geschah sind oben angegeben, die Menge des erbeuteten Planktons ist durch Linien verschiedener Dicke gekennzeichnet. Man ersieht sofort, daß die größte Volksdichte oder der Kern der Volksmasse sich ungefähr in der Mitte des Stromes befindet, im einen Fall liegt er an der Oberfläche, im anderen etwa bei 100 m Tiefe. Weiteres ergibt die Figur von selber.

Die meisten der fraglichen Strömungen bewegen sich nicht im entferntesten so rasch, daß sie Strudel bilden, sondern die ganze Wassermasse schiebt sich langsam voran. Die Entfernung der in ihnen schwebenden Organismen voneinander wird deshalb nicht erheblich verändert. So kommt es denn, daß LOHMANN die Verteilung der Pontosphaera Huxleyi auf einem Querschnitt durch den Golfstrom nicht wesentlich anders fand als im Nordäquatorialstrom. Und doch lagen die untersuchten Stellen etwa 2700 km

auseinander. Die Verteilungsart war unverändert, obwohl die Individuenzahl abgenommen hatte.

Ein Wasserteilchen, das sich in der Strömung mitbewegt, mag etwa nach Jahresfrist, bisweilen auch später, an den Punkt (annähernd) zurückkehren, von dem es ausgegangen ist. Dasselbe gilt für die Planktonten. Während dieser Reise ereignet sich aber vieles, vor allem erwärmen sich die Wassermassen und kühlen sich wieder ab, z. B. schwankt die Wärme in den nordäquatorialen Strömungen von Ort zu Ort zwischen 27° und 17,5°. Das kann nicht ohne Wirkung bleiben. Von jeder Alge, jedem Planktonten findet sich ein Minimum von Individuen im ganzen Stromkreise verteilt. Gleiten sie mit den Wassermassen vorwärts, so werden sie in Gegenden gelangen, welche ihre Lebensfähigkeit anregen — in „Gedeihgebiete" —, und in diesen werden sie dann rasch aufflammen, werden eine Hoch-Zeit der Produktion erleben. Diese aber wird in dem Maße abklingen, als die Organismen in Regionen geführt werden, welche ihrer Entwicklung weniger günstig sind.

Solche Hochproduktion kann sich wohl im gleichen Stromgebiet wiederholen. Die Dinge liegen oft recht bunt, wie LOHMANN zeigte.

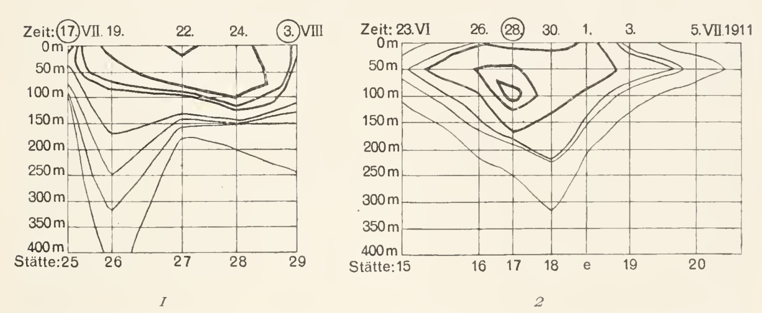



Fig. 677 n. LOHMANN. *1* Dichte-Verteilung von *Pontosphaera Huxleyi* im Querschnitt des Südäquatorialstromes. *2* Dass. von *Calyptrosphaera oblonga* im Nordäquatorialstrom.

Das Abklingen ist keineswegs immer, aber doch nicht selten, mit einem Massensterben verknüpft. LOHMANN schildert die Schicksale seiner Pontosphaera. Der Planktont ist auf 15—20° abgestimmt und entwickelt sich in diesen Wärmegraden massenhaft. Nun aber wird er vom Golfstrom in den Nordäquatorialstrom übergeführt, das ihn umgebende Wasser erwärmt sich bis auf 25°, und alsbald sinkt die „Volkszahl auf den tiefsten Stand", während gleichzeitig eine große Zahl von leeren Schalen eine gewaltige Vernichtung anzeigt. Was aber von der Pontosphaera erhalten bleibt, paßt sich an die neuen Verhältnisse, d. h. an die höhere Temperatur an und vermehrt sich auch nennenswert wieder. Freilich eine solche Hochproduktion wie im kühleren Wasser wird nicht wieder erreicht.

Würden die großen Ströme ganz einfach in den beiden Hemisphären kreisen, so könnte es mit dem, was wir eben sagten, sein Bewenden haben, aber die Sache wird dadurch sehr verwickelt, daß die Zirkularströme mit anderen in Verbindung treten und auch an der Berührungsstelle ihr Wasser durcheinander mischen. Im Norden stößt der Labradorstrom auf den Golfstrom, im Süden machen sich Falklandstrom und Benguelastrom beim

Zusammentreffen mit den südäquatorialen Strömungen in augenfälligster Weise bemerkbar.

Neue Organismen prallen auf den alten Bestand auf, man möchte sagen: fremde Keime werden auf alte Kulturen gestreut. Was geschieht? LOHMANN stellt fest, daß auf die Durchmischung ein Absterben folgt, und zwar wird doch wohl ein Teil der Eindringlinge ebenso zugrunde gehen, wie ein Teil der alteingesessenen Bevölkerung der Zirkelströme, z. B. sterben Corethron inerme und Nitschia seriata f. curvata ab, wenn sie aus dem Falklandstrom in den Brasilstrom „übergeimpft" werden. Aber es bleibt auch genug erhalten, die Verluste werden in ganz ähnlicher Weise ergänzt, wie wir es oben für die Pontosphaera schilderten, und damit sind wenigstens gewisse Formen in den Golfstrom, die Äquatorialströme usw. eingefügt. Im einzelnen dürften die Dinge noch nicht ganz klar liegen. Immerhin weist LOHMANN auf einiges hin, er sagt:

„So könnte z. B. Rhabdosphaera hispida zur Zeit der intensivsten Wirkung des kalten polaren Wassers nahezu vernichtet werden und dann südlich der Azoren nur in sehr geringer Volksstärke auftreten, während sie 6 Monate später wenig litte und in großer Zahl bei den Azoren vorbeiwandern würde".

Wir sagten schon oben, daß Trichodesmium im südatlantischen Stromgebiet in minimalen Mengen vorhanden sei, während es im Nordäquatorial- und Guineastrom massenhaft auftritt. LOHMANN erklärt das aus der Einwirkung des Benguelastromes, der die wärmeliebenden Cyanophyceen am Wachstum hemmt.

Die Golfstromtrift kehrt bekanntlich nicht oder nur unvollständig in sich zurück, ein breiter Arm derselben verläuft in nördlicher bzw. nordöstlicher Richtung, durchsetzt die Faeröer-Shetlands-Rinne und dringt bis Island, Spitzbergen und an die norwegischen Küsten vor. Mit ihm ein Teil des atlantischen Planktons. Auch dieses kehrt nie wieder.

Nordische Forscher wie CLEVE, GRAN u. a. haben darauf hingewiesen, daß im Laufe des Sommers mit dem Golfstrom Diatomeen, welche im Atlantischen Ozean heimisch sind, durch die Faeröer-Shetland-Rinne in das Nordmeer eindringen, sich im Laufe des Herbstes immer weiter gegen Norden ausbreiten, dann aber im Winter zugrunde gehen. Im nächsten Jahr kommt ein neuer Schwarm aus dem Atlantik. CLEVE hat das besonders scharf ausgedrückt, er sagt von Rhizosolenia styliformis, daß sie im April und Mai im ganzen Atlantik verbreitet sei. Im Mai drang sie bis zum 60. Breitegrad vor, erreichte Island im Juni, gelangte von dort nach Grönland und war im Oktober in der Davis-Straße zu finden. Außerdem gelangte sie nach den Shetlandsinseln usw. Diese Darstellung CLEVES will GRAN nicht ganz gelten lassen. Darüber sprechen wir noch später.

OSTENFELD hat gezeigt, daß Halosphaera viridis in der Nordsee nicht heimisch ist, sie wird alljährlich aus dem Atlantischen Ozean ostwärts getrieben, bleibt im Kanal hängen und erreicht um Schottland herum die Nordsee, in welcher sie zur Doggerbank vordringt.

Diese Beispiele werden genügen. Sie führen hinüber zu anderen Fällen, in welchen die Strömungen übereinander hergleiten.

Die Skandinavier (PETTERSSON, CLEVE, EKMAN) haben, wie wir schon oben (S. 233) erwähnten, im Skagerrak Wasserschichten nachgewiesen, welche sich in Temperatur- Salz- und Gasgehalt unterscheiden. Diese Schichten sind nicht in Ruhe, sondern verdanken ihr Dasein dem Zustrom arktischen, atlantischen, baltischen usw. Wassers. Alle diese Strömungen bringen aus den großen Meeresabschnitten, denen sie entstammen, ihr eigenes

Plankton mit, und es ist nicht selten möglich, aus der Zusammensetzung der Schwebeflora und Fauna auf die Herkunft einer gegebenen Wassermasse auch dann zu schließen, wenn die hydrographischen Daten nicht zur Hand sind. Das gilt auch für die Mulden in Fjorden, in der Ostsee usw. (S. 246), in welchen das Wasser ausgewechselt wird. Das neu eingeführte Medium bringt neue Organismen mit, und das geht so weit, daß die Fische, welche nach dem Plankton schnappen, vielfach mit diesem an besagten Orten auftauchen.

Wie eigenartig solche Strömungen wirken können, ergibt sich wieder aus Lohmanns Untersuchungen. In der Kieler Föhrde zeigte die Peridinee Dinophysis von Woche zu Woche enorme Differenzen. Das hing zusammen mit dem Vordringen und Zurückweichen des salzreichen Bodenwassers, das hier Platz greift. Dieses führte immer neue Planktonmengen von außen her an die untersuchte Stelle. Das aber erinnert an die erwähnte Auswechslung des Wassers im Gullmar-Fjord und an anderen Stellen. Nicht minder gehört hierher die Beobachtung Lohmanns an Prorocentrum micans. Dieser Flagellat tritt bei Kiel mit dem stark salzigen Nordseewasser auf, wahrscheinlich bringt dieses einen größeren Reichtum an Prorocentren mit. Bei Lohmann sind noch weitere Beispiele zu finden.

Nun erhebt sich die Frage, ob das Planktonmaterial, welches in einem gegebenen Augenblick an gegebener Stelle gefunden wird, alles aus der Ferne hergeführt wurde oder ob es an Ort und Stelle gewachsen sei. Cleve hat, soweit ich sehe, den extremsten Standpunkt vertreten, er scheint anzunehmen, daß alles von auswärts eingeführt werde, während Gran immer betont, es müßten allerdings Keime in irgendeiner Form durch die Strömungen herbeigebracht werden, diese aber würden dann überall dort stark vermehrt werden, wo sie günstige Bedingungen finden. Das ist ja sicher der Fall bei den auf S. 293 erwähnten arktischen Diatomeen, welche in den baltischen Strom gelangen und hier gutes Nährmaterial finden. So bedeutet auch das langsame Vordringen von Rhizosolenia styliformis (S. 292) nach Norden nicht unbedingt eine Massenwanderung, sondern eine Vermehrung eingeführter Keime; und ganz ähnlich sind Lohmanns Befunde bei Kiel zu erklären. Es ist immer dasselbe. Gelangen die Planktonten in Gebiete, welche ihr Gedeihen fördern, dann blitzen sie auf.

Was wir schilderten, vollzieht sich ohne Zutun des Menschen. Es scheint aber auch, als ob der moderne Verkehr in den Gang dieser Ereignisse einzugreifen vermöge. Das berühmteste Beispiel dieser Art ist wohl die Biddulphia sinensis, welche unerwähnt zu lassen sich kein Buchschreiber unterstehen darf. Sie ist interessant genug.

Diese im indischen und pazifischen Ozean heimische Alge erschien plötzlich im Jahre 1903 in der südöstlichen Nordsee und hat sich von dort aus rasch verbreitet. Ostenfeld, der die Frage bearbeitete, glaubt nicht, daß sie durch Strömungen eingeführt sei, er nimmt an, daß die ersten Keime zu Schiff, d. h. einem solchen wohl anhaftend, kamen. Dann allerdings taten Strömungen das weitere, so konnte durch Beobachtung auf den Leuchtschiffen gezeigt werden, daß die Diatomee den Weg von Horns Riff bis Måseskjär in etwa 27 Tagen zurücklegte, das ist ein Weg von 215 Seemeilen, den auch die Strömungen ungefähr in derselben Zeit durchlaufen. Die neue Alge gab zugleich die Möglichkeit, gewisse Stromrichtungen festzustellen und dazu kann man ganz allgemein Planktonten verwenden, wenn man die nötige Kritik übt — man vergleiche Cleve, Gran, Lohmann u. a.

Wir haben uns fast zu lang bemüht, Heimat und Wanderungen der Planktonten klar zu legen, bei jedem Federstrich aber mußte der Schreiber

dieses Buches an das denken, was stets über die Landflora gesagt wird: Eine gewaltige Zahl von Arten, die zu einer bestimmten Zeit angesiedelt sind, ist gemengt mit Florenbestandteilen, welche sich in ganz anderen Perioden zwischen ihnen festgesetzt haben. Die Adventivflora der Häfen und Industriegebiete vervollständigt das Bild. Floristen buchen alljährlich Erscheinen, Wandern und Vergehen der Ankömmlinge. Die Wanderung der Biddulphia konnte nur durch konsequente und regelmäßige Planktonfänge dargetan werden; und das ist noch der geringste Nutzen dieser mühsamen Forschung.

Unser Bericht wäre unvollständig, wollten wir nicht hervorheben, daß trotz aller Bewegungen und Veränderungen, welche die Strömungen im Plankton hervorrufen, doch eine gewisse Konstanz insofern beobachtet wird, als am gegebenen Ort und zu gegebener Zeit jahraus, jahrein im wesentlichen dasselbe Plankton in die Erscheinung tritt (Gran, Karsten u. a.). Das mag teilweise seinen Grund darin haben, daß in jedem Jahr die Strömungen ungefähr in der gleichen Weise wiederkehren, daß die Temperatur, die Belichtung und anderes sich jährlich im gleichen Kreise bewegt. So kann z. B. die Hochproduktion von Diatomeen im Skagerrak, welche wir auf S. 233 erwähnten, dadurch entstehen, daß jedes Jahr das baltische Wasser um die gleiche Zeit den aus dem Norden kommenden Diatomeen Nährmaterial zuführt.

Im Limfjord bleibt nach Nathansohn, der seine Quellen angibt (s. a. Johannson), trotz starker Strömung die Diatomeenflora erhalten, ein Zuzug aus der Nordsee bleibt aus; ähnlich geht es in anderen Fällen.

Besonders lehrreich sind Lohmanns Beobachtungen in der Straße von Messina an tierischem Plankton. Die Appendicularien leben dauernd in den unteren Schichten der Lichtzone; dies wird zwischen 0 und 30 m angenommen. Im Herbst und Winter nähern sie sich der Oberfläche und erreichen hier ein Maximum, um sich später wieder in die Tiefen zurückzuziehen. An dieser ganzen Bewegung beteiligen sich zwei Oikopleura-Arten nicht, eine von ihnen bleibt dauernd an der Oberfläche. Andere Formen wieder bleiben dauernd unterhalb der Lichtzone in der Dämmerung. Nach Lohmann werden die Appendicularien durch irgendwelche Faktoren vorwiegend in den Schichten von 25—50 m festgehalten.

Man hat den Eindruck, als ob ganz allgemein die Planktonten trotz der Stromwirbel sich an der Stelle zu halten vermöchten, welche ihnen das Gedeihen sichert. Wäre die Strömung für den Ort, an dem sie leben, allein entscheidend, müßten sie ja alle gleichmäßig von dieser erfaßt werden; und es könnte nicht die eine Oikopleura einen Platz verlassen, an welchem die andere verbleibt.

Im übrigen sehe ich nicht ganz klar in der Sache.

Die Wirkung von Wellenschlag und Strömung ist natürlich an sich eine rein mechanische, aber es kommen sekundär noch wichtige Faktoren hinzu, das sind zunächst die im Wasser gelösten Substanzen. Strömung und Wellen beseitigen Fäulnisprodukte, überhaupt Unsauberkeiten, und führen reines gleichsam ungebrauchtes Wasser herbei. Ich erinnere an die Wassererneuerung in gewissen Fjorden (S. 246), an Wirkungen der Vertikalzirkulationen und an eine Angabe von Schiller, wonach die üppige Algenvegetation an den äußeren Inseln der Adria auf den Triftstrom zurückzuführen sei, der stets neues, nährsalzbeladenes Wasser herbeischafft. Danach ist zwischen Plankton und Benthos kein Unterschied, das springt besonders in die Augen, wenn wir das auf S. 233ff. Gesagte berücksichtigen.

Dieselbe Überlegung gilt für die Gase. In dem Abschnitt über den Haushalt der Gewässer ist das ja zur Genüge mitgeteilt worden. Hier sei nur daran erinnert, daß es sich bei den Spritzalgen, wie auch bei den Brunnen- und Bachalgen wohl weniger um den mechanischen Zug der Strömung, als um die Zufuhr eines mit Sauerstoff beladenen Wassers handelt. Nach THIENEMANN sind die Quellen, welche in die holsteinischen Seen münden, alle von Sättigung mit Sauerstoff weit entfernt. Das Wasser muß also erst unterwegs diese Gase aufnehmen und die strudelnde Bewegung sorgt offenbar für allseitige Berührung mit der Luft. Die Bedeutung des Sauerstoffs scheint mir auch aus der S. 280 erwähnten Beobachtung von LAUTERBORN hervorzugehen, wonach Bangia atropurpurea im Rhein nur an den Rädern der Schiffsmühlen vorkommt, an Orten, wo sie immer wieder Sauerstoff aus der Luft schöpfen kann.

Endlich bedingen Strömungen einen Ausgleich der Temperatur. Überall wo der Golfstrom die Küsten der nordischen Länder erreicht, bringt er Wärme und beeinflußt die Algenflora. Das tritt hervor auf Spitzbergen und Novaja Semlja, an den Küsten Norwegens, wie an denen Amerikas. Hier bedingt der Golfstrom wohl in erster Linie den Unterschied, der zwischen der Algenvegetation Neu-Englands und den südlicheren Küstenstrichen besteht. Kap Cod bildet eine ziemlich scharfe Grenze zwischen beiden Bezirken (FARLOW, DAVIS). Wie eng Strömung und Temperatur in ihrer Wirkung auf das Plankton miteinander verkettet sind, ist schon früher gesagt worden.

## B. Anpassungen.

### a) Die äußere Bewegung.

Wir prüfen jetzt die Frage, ob sich in Form und Bau der Algen Einrichtungen zu erkennen geben, welche das Leben in bewegtem Wasser erleichtern.

#### 1. Die Anheftung der Keime.

Zoo-, Tetra-, Carpo-Sporen und Zygoten bewegen sich aktiv oder passiv je nach der Örtlichkeit längere oder kürzere Zeit im Wasser, ehe sie mit einer Unterlage in Berührung kommen, auf welcher sie sich festlegen können. Soweit sie noch nackt sind, schmiegen sie sich unter leicht amöboiden Bewegungen unter Abflachung und Verbreiterung der Unterlage an, sie saugen sich fest und umhüllen sich dann erst mit Membran, die naturgemäß auch dem Substrat fest anliegt und in alle Unebenheiten desselben eingreift. Das ist der Fall bei zahlreichen Zoosporen (Fig. 678), nackten Keimen der Florideen usw. Sie bilden erst diese Miniaturscheibe, dann wachsen sie zu Fäden usw. aus.

Wo besagte Zellen schon bald nach dem Ausschlüpfen eine Membran erhalten, werden sie durch Schleim festgelegt, den die junge Haut ausscheidet. Das ist für Polysiphonia u. a. (DERICK), wohl auch für Fucus sicher, für viele andere wahrscheinlich, wenn auch gerade hier oft genaue Angaben fehlen.

Bei nicht wenigen Florideen, wohl bei allen Fucaceen usw. entsteht aus den Keimen ohne weitere Zwischenglieder eine Pflanze vom Charakter der Eltern. In der keimenden Spore bildet sich zeitig eine Wand, welche Sproßpol und Wurzelpol scheidet, und alsbald führen weitere Teilungen zur Ausgestaltung des ersten aufrechten Sprosses (Fig. 678) und des Rhizoides, das sich zum Haftorgan weiterbildet. Dieses ist, wie nicht anders zu erwarten, für Berührung reizbar (PEIRCE und RANDOLPH).

Schon nach relativ wenigen Teilungsschritten sind häufig die Keimlinge als Angehörige bestimmter Gruppen zu erkennen. Darüber ist in Band 1 und 2 ja genug gesagt worden.

Wenn auch durch Übergänge verbunden, stehen zu den vorerwähnten Formen diejenigen im Gegensatz, welche „Sohlen“ bilden, d. h., die aus dem festgelegten Keim hervorgehenden Fäden schmiegen sich dem Substrat an, und erst dann, wenn eine mehr weniger breite Scheibe entstanden ist, welche durch Wasserbewegung nicht mehr losgelöst werden kann, streckt die Pflanze lange, im Wasser flutende Sprosse heraus. Auch das ist im 1. bzw. 2. Band z. B. für die Chaetophoreen häufig beschrieben, und besonders für gewisse Florideen sind die Jugendstadien in Gestalt der Chantransien und ähnlichen so viel behandelt, daß ich nur auf frühere Darstellungen verweisen kann. Ich sehe in dem Vorkeimen, wenn auch nicht allein, ein Mittel für die Pflanze, sich festzulegen, ehe die flutenden Sprosse dem Zuge der Wellen oder der Strömung ausgesetzt werden. Andere Funktionen der Jugendformen sollen damit nicht geleugnet werden.

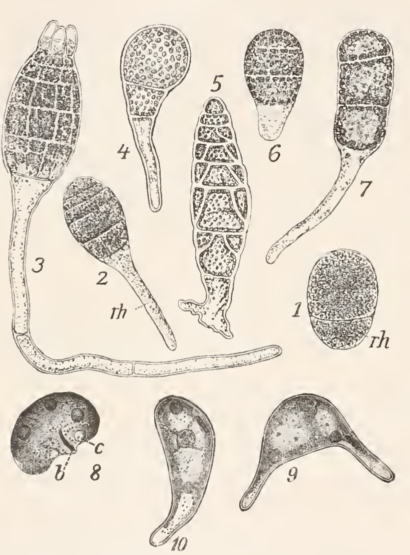



Fig. 678 n. Thuret, Pringsheim und Klebs. Anheftung der Keimlinge. *1—3 Chondria tenuissima. 4, 5 Ceramium rubrum. 6, 7 Callithamnion corymbosum. 8—10 Ulothrix.*

Die aus den Sohlen entwickelten Sprosse pflegen die Träger der Fortpflanzungsorgane zu sein, und man kann nun aus dem Chaos der zahllosen Sohlenalgen eine ganze Stufenleiter bilden, welche beginnt mit reich verzweigten, buschigen Fruchtträgern, die auch zu energischer Assimilationsarbeit befähigt sind, und endigt mit ganz kurzen wenigzelligen Stielchen, welche nur noch als Träger und Bildner der Fortpflanzungsorgane funktionieren.

Zwischen der Ausbildung der Fruchtträger und derjenigen der Sohlen pflegt eine Korrelation zu bestehen. Buschige Formen haben relativ kleine Sohlen, die Funktion derselben (die Festheftung) wird meistens sehr bald übernommen von Hyphen, welche sich zu Haftscheiben vereinigen (vgl. z. B. Chaetopteris plumosa bei Reinke), dort aber, wo die Fruchtsprosse relativ klein sind, ist die Sohle eminent stark entwickelt, sie übernimmt außer der Festheftung auch noch die Ernährung. Solche Formen bilden dann den Übergang zu den Krusten, bei welchen diese auch noch die Fortpflanzungsorgane in sich selbst erzeugen.

Beispiele für Abstufungen dieser Art sind u. a. bei Ectocarpeen, Chaetophoreen, Coleochaeten gegeben, bei welchen wir ja schon früher alle die verschiedenen Ausbildungsformen von der einfachen Scheibe bis zum Busch resp. umgekehrt verfolgten.

Auf diese soll nicht wieder zurückgegriffen werden, dagegen mag für einige Fälle die spezifische Bedeutung gut entwickelter Sohlen und analoger Gebilde klargelegt werden.

Es mag paradox erscheinen, wenn wir mit Himanthalia beginnen. Die Pflanze bildet allerdings keine Sohle, aber doch Scheiben, die mit denjenigen von Peyssonelia oder Zanardinia erhebliche Ähnlichkeit haben, denn die Kreisel, welche zunächst entstehen, gestalten sich, wie wir (**2**, 207) schilderten, zu flachen Gebilden, welche dem Gestein fest angedrückt werden. Erst wenn diese Scheiben voll entwickelt ihr eigenes Wachstum einstellen, sprossen die langen Riemen aus der Mitte hervor, denn dann erst ist das Haftorgan so weit erstarkt, daß es diese tragen kann. Himanthalia entspricht also genau dem, was wir auf S. 274 sagten. Sie hat eine Periode, in welcher sie die Wogen über sich hinwegrollen läßt, eine zweite, in welcher sie mit ihnen schwimmt (s. auch WILLE).

Der Riementang ist eins der klarsten Beispiele dieser Art, ihm schließen sich aber, obwohl ganz anders gebaut, die Batrachospermen und Lemaneen an. Die chantransioiden Formen entstehen besonders bei der letzteren Gattung in den Bergbächen zuerst, sie bieten der Strömung wenig Angriffspunkte, und erst wenn sie völlig erstarkt sind, erscheinen die Borsten, um mit dem Wasser zu fluten.

Die sog. Vorkeime sind bei den beiden erwähnten Florideen überhaupt der resistentere Teil der Pflanze, der ungünstige Perioden leichter überdauert.

Das trifft nun in erhöhtem Maße für die Sohlen der Dumontia filiformis zu. Dieses sind die perennierenden Teile der Pflanze, die alljährlich einmal Fruchtsprosse treiben. Die Sohlen haben, wie REINKE betont, außerordentliche Ähnlichkeit mit Krustenalgen (Hildenbrandia usw.), und es ist auch klar, daß sie wie diese leben, an die gleichen Faktoren angepaßt sind.

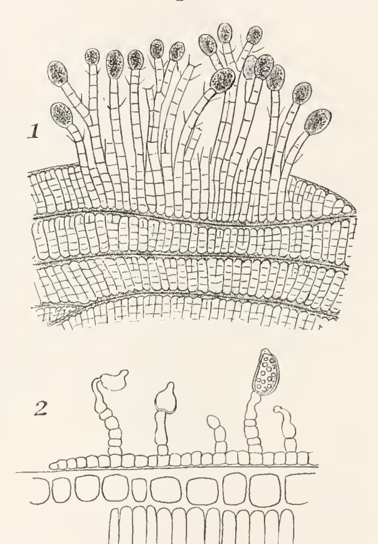


Fig. 679. *1 Battersia mirabilis* n. REINKE. *2 Phycopeltis Treubii* n. KARSTEN.

Placophora Binderi (**2**, 329) erinnert teils an Dumontia, teils an Himanthalia. Sie setzt sich mit Hilfe großer Scheiben auf dem Substrat fest, und produziert erst sehr spät Fruchttriebe, die zudem recht klein sind; ganz ähnlich verhalten sich die Battersien (Fig. 679, *1*) und Phycopeltis- bzw. Cephaleuros-Arten (Fig. 679, *2*), wenn man will, auch die Aglaozonien, die zum mindesten gelegentlich Cutlerien-Formen produzieren können. Es handelt sich hier überall um den oben skizzierten Fall: Die Scheiben besorgen Festheftung und Ernährung, die Fortpflanzungsorgane sind zu kleinen Anhängseln geworden, die nur zu bestimmter Zeit entwickelt werden.

Ob diesen kurzen Trägern der Fortpflanzungsorgane, welche sich über die Scheiben erheben, noch eine besondere Bedeutung zukommt, ist nicht

klar. Man sollte meinen, wenn alles in die Scheibe verlegt wurde, hätten sie auch „eingeebnet“ werden müssen. Allein für einen Fall, nämlich Cephaleuros, kann man sich doch vorstellen, daß die Emporhebung der Sporangien über die Scheibe von Wichtigkeit ist. Die Hakensporangien werden durch den Wind verbreitet. Der aber kann kaum angreifen, wenn solche Organe in die Scheiben versenkt sind.

Von Interesse ist, daß Licht und Wasserbewegung auch bei ganz anderen Pflanzengruppen den letztgenannten Algen analoge Formen gezüchtet haben. Besonders durch GOEBEL wissen wir, daß tropische Lebermoose mit den Cephaleuros-Arten auf Blättern gedeihen und, wie diese, die Anheftung durch Scheiben besorgen, welche auch im Regen standhalten. Erst wenn die Scheiben ausgebildet sind, erscheinen an ihnen die typischen Moossprosse.




Fig. 680 n. KUCKUCK. *Phaeostroma Bertholdi* Kuck. auf *Scytosiphon*. *h* Haare, *s* Gametangien, *b* Sporangien der Wirtspflanze.

Da die Entwicklung der besprochenen Sohlen bereits an anderen Orten dargelegt wurde, braucht hier nur noch einmal darauf hingewiesenzu werden, daß sie morphologisch nicht alle gleichwertig sind. Die weitaus meisten gehen aus den Keimen direkt hervor, diejenigen von Placophora aber, sowie die von Aglaozonia (Cutleria) sind sekundäre Bildungen, und es darf vielleicht mit Bezug auf die letzten beiden Gattungen betont werden, daß wieder ganz differente Gruppen analoge Produkte liefern.

## 2. Polster, Scheiben und Krusten.

Eine Fülle von Arten bleibt in ihrer Entwicklung auf dem Sohlenstadium stehen, oder kehrt im Lauf der Phylogenie zu diesem zurück. Phaeostroma Bertholdi Kuck. (Fig. 680) und ähnliche Formen breiten sich mit einem Netzwerk feiner Fäden auf der Unterlage aus. Es folgen Scheiben, deren Fäden enger bis zur gegenseitigen festen Berührung zusammenschließen. Sie bestehen nur aus einer Lage von Zellen, wie das am bekanntesten für Coleochaete scutata u. a. ist und ferner bei Cephaleuros-Arten vorkommt. Aus einer Zellschicht bestehen auch die Scheiben der Pringsheimia, Ochlochaete und nicht weniger anderer Chaetophoreen, die ihr Substrat (vielfach andere Algen) dicht, mantelartig umkleiden (Fig. 681).

Erheben sich von dem einschichtigen Basallager aufrechte Fäden dichtgedrängt in großer Menge, so erhalten wir die Myrionemen, Ralfsien, Ulvellen, Petrocelis, Cruoria, Rhodopeltis, Melobesia, Hildenbrandtia usw., welche sich ihrem Substrat meist ohne Rhizoiden ungemein dicht an-

schmiegen (Fig. 682). Diese gehen dann über in die Halbkugeln oder Kügelchen von Microspongium gelatinosum, von Ascocyclus globosus u. a. (Fig. 683), wie auch in die Polster der Coleochaete pulvinata, der Chaetophora pisiformis u. a.

Härter, aber im übrigen analog gebaut sind Peyssonelia, Cutleria adspersa, Zanardinia (Fig. 684), Anadyomene u. a., sie bilden, wie man weiß, ein ziemlich derbes, lederiges Laub, welches mit einer Seite dem Substrat durch eine seitlich oder zentral gelegene Haftscheibe und außerdem durch Rhizoiden angeheftet wird. Die Ränder können mehr oder weniger emporgebogen sein. Trotzdem rollen die Wellen leicht über die Thallome hin-

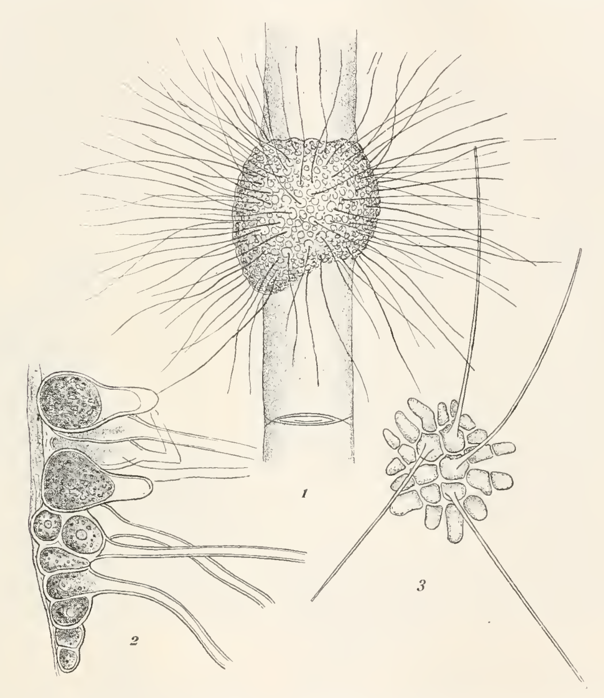



Fig. 681. *Ochlochaete ferox* n. Huber. *1* erwachsene Pflanze auf einem *Chaetomorpha*-Faden. *2* dies., Zoosporen bildend. *3* Keimpflanze.

weg, die meistens in der Litoralregion an verschieden exponierten Stellen anzutreffen sind.

Diesen Lederscheiben analog sind die großen Polster, als deren typische Vertreter Codium Bursa angesprochen werden können. Ihnen reihen sich die Krusten von Valonia, die Rasen mancher Vaucheria-Arten aus stark strömenden Bächen, ferner Elachistea, Leathesia (Fig. 685) u. a. an.

Es handelt sich auch hier um kugelige bis halbkugelige Gebilde verschiedenen Durchmessers, die aus radiär gestellten Schläuchen resp. Fäden zum mindesten in ihren peripheren Teilen zusammengesetzt sind.

Biologisch gleichwertig sind ihnen die etwas anders aufgebauten, vielfach hohlen Kugeln von Soranthera, Colpomenia sinuosa (Fig. 686) u. a.

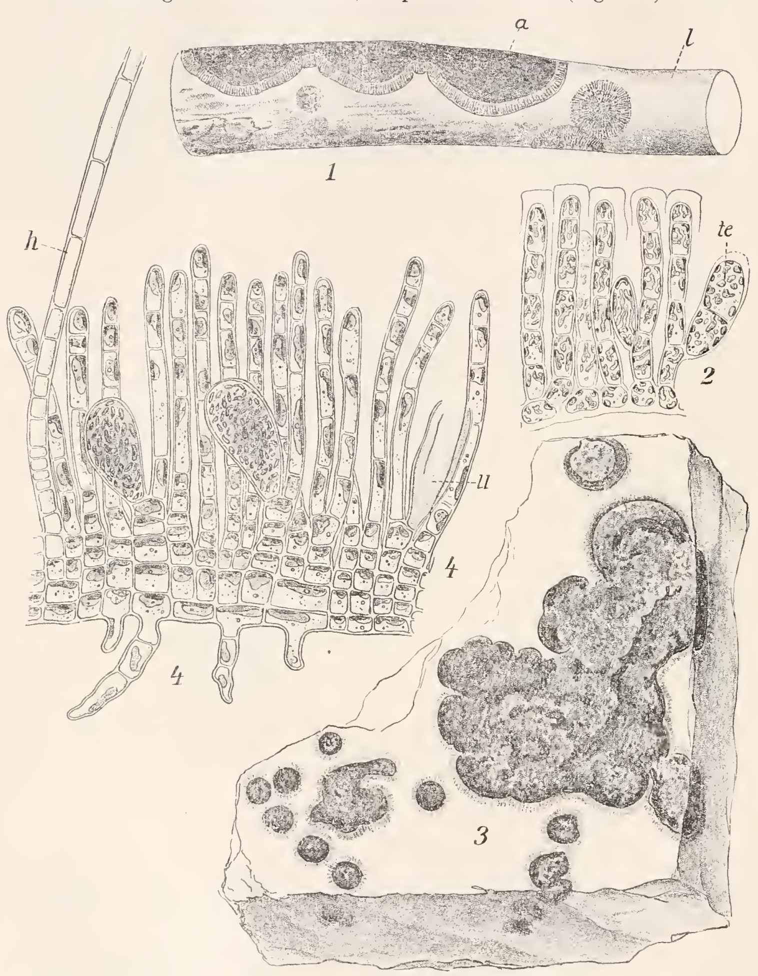



Fig. 682 n. Kuckuck u. Reinke's Atlas. *1 Rhododermis parasitica* (*a*) auf einem *Laminaria*-Stiele (*l*). *2 Cruoria*, Thalluslängsschnitt. *3 Ralfsia verrucosa* auf einem Stein. *4* dies. im Längsschnitt. *te* Tetrasporen, *u* unilokuläre Sporangien, *h* Haare.

In der soeben gegebenen Übersicht wurden unter den verschiedenen Rubriken stets Vertreter roter, grüner und brauner Algen aufgeführt, und tatsächlich sind häufig die Krusten einer Phaeophycee den gleichnamigen Gebilden einer Floridee so ähnlich, daß man sie im entfärbten Zustande

kaum oder gar nicht zu unterscheiden vermag, so lange keine Fortpflanzungsorgane vorliegen. Daraus muß hier, wie überall geschlossen werden, daß eine Anpassung an gleiche Lebensbedingungen gegeben ist, und man ist nicht berechtigt solcherart gleichgestaltete Formen als Verwandte anzusehen. Nun ist es natürlich kaum jemals einen Algologen eingefallen, etwa eine Ralfsia zu einer Cruoria in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen, aber über die Verwandtschaft gleichgefärbter Krusten- und Scheibenalgen hat man doch diskutiert. Z. B. hat WILLE seine Mycoideaceen mit den Coleochaeten in Verbindung gebracht, und REINKE spricht von einem möglichen Zusammenhang zwischen Myrionemen und Sphacelarien usw. Ich habe schon in früheren Kapiteln ausgeführt, daß ich mich derartigen Auffassungen nicht anzuschließen vermag, und CHODAT hat bereits vor längerer Zeit sich in dem gleichen Sinne geäußert.

Sind jene Ähnlichkeiten für die Verknüpfung großer Gruppen nicht verwendbar, so beweisen sie uns auch, wie ich glaube, für die Phylogenese der kleineren nichts, und wir können höchstens noch fragen, ob Krusten, Scheiben und Polster innerhalb ihres jeweiligen Verwandtschaftskreises (Familie) als rudimentäre oder als reduzierte Formen aufzufassen sind, z. B. ob Coleochaete pulvinata oder C. scutata, ob Trentepohlia aurea oder Cephaleuros die primitivere Form ist. Die Sache ist natürlich von Fall zu Fall zu behandeln, und bei Besprechung der einzelnen Familien habe ich mich meistens dahin entschieden, daß verzweigte Buschformen usw. die ursprünglicheren sind, von welchen sich die Scheiben usw. herleiten.

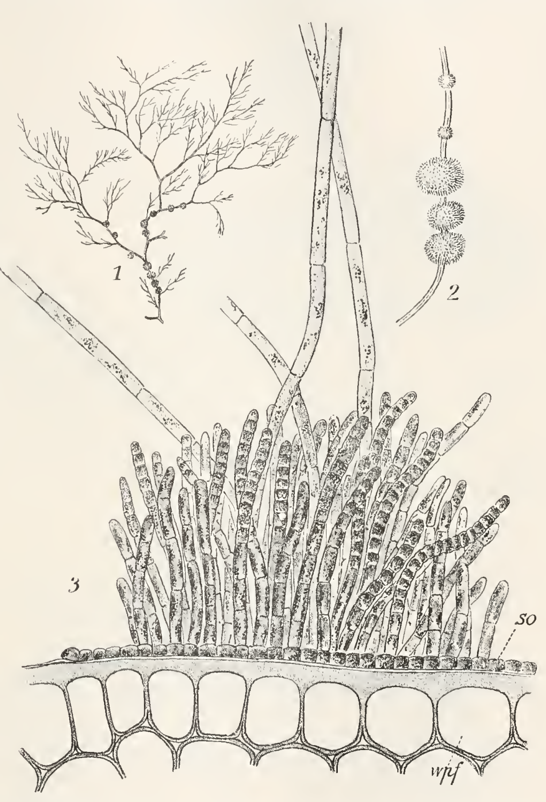



Fig. 683 n. REINKES Atlas. *1 Ascocyclus globosus* auf einer anderen Alge, nat. Gr. *2* derselbe etwas vergr. *3 Ascocyclus balticus*, Polster im Längsschnitt. *so* Sohle. *wpf* Wirtspflanze.




Fig. 684. 1 *Peyssonelia squamaria*, Orig. 2 *Zanardiniacollaris* n. REINKE: junge Sprosse auf altem Laub.

Es läge also im allgemeinen eine Reduktion oder eine Hemmung vor, und die Frage wäre, welche Faktoren führten sie herbei?

Das Licht war sicher wesentlich beteiligt, aber obwohl manche Polster und Scheiben in ruhigem Wasser leben, ist es natürlich nicht überflüssig, zu diskutieren, ob jene Formen nicht doch für bewegtes Wasser zweckmäßig und danach diesem ebenso angepaßt sind wie dem Licht. In der Tat scheinen sie mir gerade so eine Resultante des Kampfes mit Wellen und Strömung zu sein, wie die Peitschen- und Wurmformen, die Bojentange usw. Der Unterschied besteht nur darin, daß die letzteren „gelernt" haben mit den Wellen umzugehen und sich diesen gleich dem Schwimmer ruhig anvertrauen, während die Polster, Scheiben usw. eine rückläufige Bewegung durchmachten, sich gleichsam vor den Wellen zurückzogen und in Anklammerung an tote und lebende Substrate ihr Heil suchten.



Fig. 685. *Leathesia difformis* auf *Furcellaria fastigiata*, Orig.

Diese etwas anthropomorph gefärbte Auffassung wird zunächst gestützt durch die reizende Corallopsis Opuntia (Fig. 687), welche Svedelius aus Ceylon beschrieb. Sie sitzt auf den Riffen in der stärksten Brandung und läßt die Wogen über ihre der Unterlage angepreßten Zweige hinwegrollen.

Die angedrückten Scheibchen der Caulerpa nummularis (Fig. 688), die verkürzten Sprosse der Caulerpa racemosa (Fig. 689) erreichen dasselbe Ziel auf etwas andere Weise.



Fig. 686. *Colpomenia sinuosa*, Orig. Nat. Größe. Die großen Blasen von oben gesehen.

Auch Dictyosphaeria (**1**, 365) ist nach Svedelius und Börgesen eine Brandungsalge. Es tut nichts zur Sache, daß sie etwas anders gebaut ist als die in der Litoralregion festsitzenden Ballen der Colpomenia sinuosa, die auch oft starkem Wellenschlag ausgesetzt ist, ohne Schaden zu leiden.

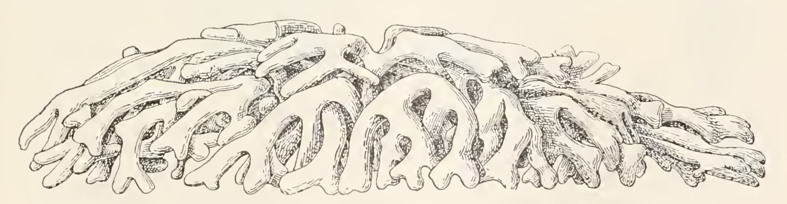


Fig. 687. *Corallopsis Opuntia* n. Svedelius.

Ebenso rinnen die Bergwässer über die Rasen der Vaucheria hinweg, und die Knollen der Leathesia, der Soranthera u. a. bewegen sich offenbar ohne große Hemmung mit den sie tragenden Pflanzen in der Brandung. Das gilt noch mehr von den zahllosen Krusten- und Scheibenformen, welche anderen, derberen Algen aufsitzen. Man betrachte nur einmal, speziell im Frühjahr, die unendlich vielen Krusten, welche das Laub verschiedener Fucus-Arten (Fig. 690) bevölkern, und weiterhin die, welche auf Stiel und

Spreite von Laminarien, ja auch auf den Riemen von Himanthalia (Fig. 691) sich angesiedelt haben. Sie alle bilden scheinbar Glieder jener großen Tange und lassen sich, an diese angeklammert, durch die Wellen tragen; sie gleichen also den Tieren verschiedener Art, welche der Wal auf seiner dicken Haut durch das Wasser schleppt.

Die steinüberziehenden Krusten sind natürlich mutatis mutandis in gleicher Weise zu verstehen wie die vorerwähnten, mögen sie am Strande des Meeres gedeihen oder in den Bergbächen wie die Hildenbrandtia rivularis ihr Dasein fristen.

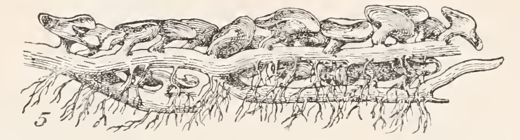



Fig. 688 n. SVEDELIUS. *Caulerpa nummularia*, Brandungsform.

An diese reihen sich dann auch die scheibigen Cephaleuros-Arten, wie Ceph. laevis, die fädigen, wie Ceph. solutus usw., die ja auf tropischen Laubblättern vorkommen (**1**, 326), sie erscheinen nach dem übereinstimmenden Urteil aller Autoren als Anpassungen an die Tropenregen, welche dort alles mit Wasserströmen überschütten. Nur relativ niedrige, dem Blatt angeschmiegte Formen können demselben standhalten.

Ziehen wir das Fazit aus dem Bericht über die Polster und Scheiben, so können wir sagen, daß sie an Licht und Wasserbewegung in gleicher Weise angepaßt erscheinen, letzterer weichen sie tunlichst aus, ersteres lassen sie in bestimmt geregelter Weise auf sich wirken, sei es, daß sie selbiges voll ausnutzen oder seine zu große Intensität durch Profilstellung der Assimilatoren regulieren.

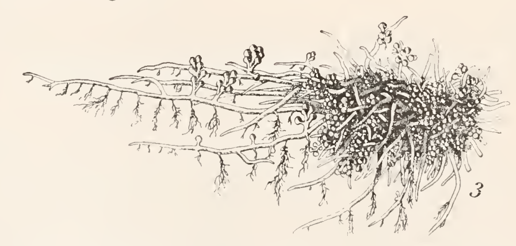



Fig. 689 n. BÖRGESEN. Brandungsform der *Caulerpa racemosa*.

Den Polstern des Codium usw. parallel gehen andere, welche äußerlich ähnlich gestaltet sind, im inneren Bau aber abweichen. Diejenigen von Boodlea bestehen aus Fäden, welche nach allen Richtungen hin netzig miteinander verbunden werden (vgl. **1**, 358). Die Pflanze kommt zwischen den Flutmarken vor, und man kann sich unschwer vorstellen, daß die Netzverbindungen für festen Zusammenhang in den Wellen sorgen, und daß die Maschen zwischen ihnen den Zutritt des Wassers zu allen Zellen frei lassen.

Ist BITTERS Vermutung richtig, daß das Boodlea-ähnliche Microdictyon Spongiola Berthold nur eine polsterige Form von Microdictyon umbilicatum

sei, welche gelegentlich unter Einwirkung von Licht und Wellen entsteht, so würde man wohl annehmen dürfen, daß solche Dinge, welche in gewissen Fällen noch labil sind. bei Boodlea und weiterhin auch bei anderen Polstern zu einer konstanten Einrichtung geworden seien.

Hydroclathrus cancellatus betrachtet man wohl biologisch als eine derbe Boodlea, obwohl ihr anatomischer Aufbau ein ganz anderer ist.

Weitere Netzpolster aus bewegtem Wasser, die man hierher ziehen müßte, sind mir nicht bekannt, dagegen glaube ich noch auf Polster oder Ballen hinweisen zu sollen, die von verschiedenen Algen gelegentlich gebildet werden, ohne daß es zu einer Netzverkettung käme. An den italienischen Küsten sah ich Callithamnien, Spermothamnien usw., an den norwegischen Sphacelarien, Cladophoren usw., deren Äste, wirr durcheinander wachsend, schwammige Polster bildeten (s. auch Cotton, Börgesen u. a.). Die Pflänzchen erscheinen meistens nahe dem Niveau, die Bildungen sind, soweit ich sehe, nicht konstant, aber sie geben doch wohl ebenso wie das Microdictyon Spongiola einen Fingerzeig bezüglich der Entstehung der Polster.

## 3. Peitschenformen

nennen wir Algen von großer Beweglichkeit, welche nicht oder nur wenig verzweigt sind.

Ulothrix- und Bangia-Arten bieten die einfachsten Beispiele für diesen Typus; unverzweigte monosiphone Fäden haften fest am Substrat und werden durch Strömung oder Wellenschlag ungemein leicht bewegt, ohne zu reißen. Jeder Bergbach, jeder an den Küsten von zahlreichen Ulothrix oder Bangia-Fäden überzogene Stein kann das demonstrieren. Auch Oedogonien (Oed. diplandrum), Urospora, Schlauchdiatomeen u. a. gehören daher, und selbst Spirogyren reihen sich unserem Typus an. Willes Abbildung der Spirogyra adnata zeigt das sehr deutlich (Fig. 692, *1*) und demonstriert außerdem, wie bei jener Spezies durch Verdickung der unteren Zellwände für Festigkeit an der Basis gesorgt wird, während Bangia und Urospora dasselbe Ziel durch Hyphen erreichen (Fig. 692, *2*).




Fig. 690 n. Reinkes Atlas. *Ascocyclus (a)* auf *Fucus serratus*, nat. Größe.

Fig. 691. *Elachistea scutulata* n. Thuret, nat. Gr.

Das vielzellige Seitenstück zu den häufig im Wasser gekräuselten Fäden der Ulothrix und Bangia ist Himanthalia. Die „Riemen“ dieser Algen (Fig. 693) hängen bei Ebbe an den Felsen schlaff herab, bei Hoch-

wasser aber bewegen sie sich in der Brandung fast wie Schlangen und gedeihen infolge davon an Orten, an welchen viele andere Algen nicht mehr auszuhalten vermögen; sie können das um so eher, als sie in den kreiselförmigen Keimlingen ein Mittel zur relativ ungestörten Anheftung besitzen, **2**, 208.

Diesen ausgeprägten Gestalten schließen sich andere mehr oder weniger leicht an. Die Lemanea-Borsten sind zwar etwas steife Gesellen, aber sie sind doch wohl als Parallele aus dem süßen, strömenden Wasser der Himanthalia zu vergleichen, um so mehr als sie in den Sohlen und fädigen Jugendstadien ebenfalls ein Mittel besitzen, um sich zu verankern, ehe sie die Peitschen bilden.

Scytosiphon und manche andere Braunalgen, denen sich vielleicht Gracilaria anreiht, gedeihen fast stets nahe der Oberfläche und sind ebenfalls durch ihre Form zu bewegter Lebensweise befähigt. Ihnen wird man auch Chorda Filum zuordnen wollen, unter Hinweis auf ihren populären Namen „Meersaite“. Allein als Brandungsalge kann dieser Tang nach meinen Erfahrungen kaum gelten, seine Haftorgane sind recht schwach, und demgemäß kommt er meistens in mäßig strömenden Meeresabschnitten vor. In diesen kann er etwas fluten, aber ebenso häufig stehen seine Basalteile fast vertikal im Wasser, und nur die oberen Regionen breiten sich auf demselben aus. Dazu sind freilich auch die schlaffen Fäden besonders geeignet.



Fig. 692 n. Wille u. Börgesen. *1 Spirogyra adnata. 2 Urospora Wormskioldii. ha* Hafter. *hy* Hyphen.

Eine eigene Variante des Peitschentypus stellen Nemalion (Fig. 694), Helminthora usw. unter den Florideen, Mesogloea, Castagnea usw. unter den Phaeophyceen und wohl auch Codium elongatum nebst Chaetophora endiviaefolia usw. unter den Chlorophyceen dar. Die typischen Vertreter dieser Gruppe, wie Nemalion u. a., sind relativ weiche, fast schleimige Formen; bei mäßiger Bewegung des Wassers krümmen sie sich fast wie Aale und aus demselben herausgehoben gleiten sie übereinander wie Würmer — „Vermicelli“ sagen treffend italienische Fischer. Die genannten Formen gedeihen nahe der Oberfläche und ertragen zum Teil recht erhebliche Brandung. Dazu sind sie auch besonders befähigt, denn alle eben genannten Tange sind gebaut wie Seile (vgl. die Spezialbeschreibung): Umeinander gedrehte oder durcheinander gewachsene Fäden bilden den Zentralkörper.

Natürlich brauchen nicht alle Seile gleich fest zu sein, und so habe ich zu denen der Chaetophora endiviaefolia und des Codium elongatum weniger Vertrauen als zu anderen, aber ich glaube doch, daß sie hierher gehören, vielleicht auch noch Codium tomentosum u. a.

Überall aber tun auch hier Verstärkungshyphen ihre Schuldigkeit.

### 4. Flutende Büsche und Bäumchen.

Ulothrix setzt Millionen unverzweigter Fäden dicht nebeneinander. Cladophora (Fig. 695) stellt reich verästelte monosiphone Zweigsysteme dar, die von einem Hauptstamm ausgehen. Die zahlreichen fädigen Ectocarpeen, die Callithamnien u. a. haben denselben Bau. Ihnen schließen sich an, die wirtelästigen Draparnaldia-, Batrachospermum- und Gloeosiphonia-Büsche, die noch durch die Schleimbildung eine weitere Parallele bilden. Etwas härter sind dann die Rhodomeleen, besonders Polysiphonia; ferner die Ce-

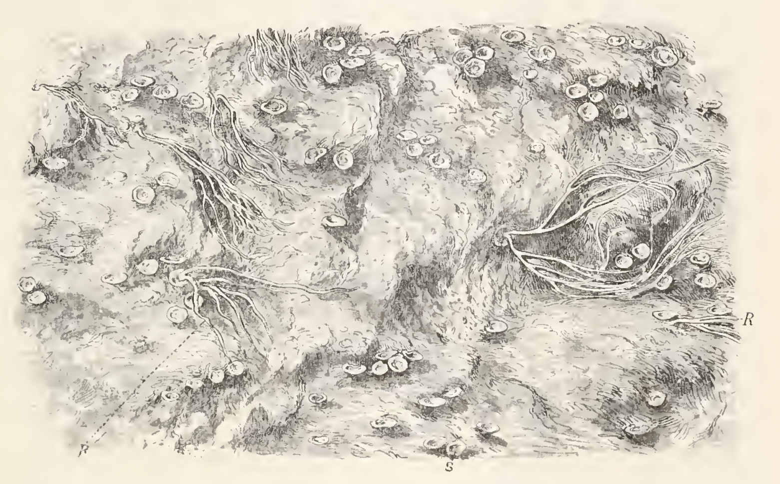



Fig. 693. *Himanthalia lorea* an den Klippen, frei n. BÖRGESEN, verkl. *R* Riemen. *S* Keimscheiben.

ramien wie auch gewisse Siphoneen; dann folgen Dudresnaya, Cystoclonium und zahlreiche andere Florideen; endlich müssen auch hierher gerechnet werden die Büsche von Fucus, Halidrys, Cystosira, Sargassum, sie kann man wohl vom ökologischen Standpunkt aus als vergrößerte Cladophoren betrachten, deren Gewebe sich nach verschiedenen Richtungen hin ausgestaltet haben.

Die starren Wasserblätter eines Ranunculus divaricatus und vieler ähnlicher Formen, die in ganz ruhigem Wasser wachsen, haben ihr Seitenstück in den an stillen Plätzen lebenden Algen, welche mechanisch nicht in Anspruch genommen werden. Zahlreiche andere Wasserpflanzen, z. B. Ranunculus fluitans, besitzen ebenso wie die leicht beweglichen Büsche und Bäumchen der Cladophoren, Ectocarpeen, Bryopsideen, auch vieler Polysiphonien, Ceramien, Callithamnien usw. die Möglichkeit, einem durch die Wasserbewegung erzeugten Zuge Widerstand zu leisten. Speziell Clado-

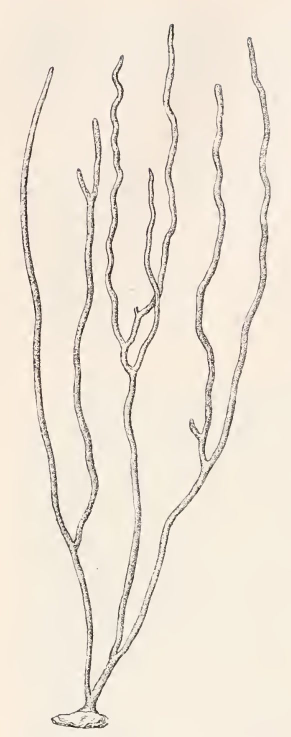


Fig. 694. *Nemalion multifidum*, Orig.

phora-Arten ertragen teils die reißenden Strömungen unserer Bergbäche und Flüsse, teils die Brandung der See mit größter Leichtigkeit; dasselbe gilt für Ectocarpeen, Bryopsis, Hydrurus und in mehr oder weniger ausgedehntem Maße auch für die anderen soeben erwähnten Formen bis hinauf zu den größeren Büschen von Florideen und Fucaceen. Eine mehr oder weniger große Biegsamkeit der Thallome ist dabei, wie gesagt, natürlich vorausgesetzt, und deshalb wird man starre Büsche von Kalkalgen kaum in der Brandung erwarten. Liagora flieht diese meines Wissens auch immer, Corallina, Galaxaura aber, sowie verkalkte Siphoneen dringen trotzdem in bewegtes Wasser vor. Das erscheint nur dann paradox, wenn man die Gelenke dieser Tange übersieht, die wir in verschiedenen Kapiteln bereits geschildert haben. Ich brauche hier nur noch einmal daran zu erinnern, daß an gewissen Stellen des Thallus nicht bloß die Verkalkung aussetzt, sondern daß auch ein zugfestes Gewebe entwickelt wird. Die Beweglichkeit der Gelenke ist z. B. bei Halimeda leicht festzustellen; sie tut ganz besonders bei den Corallinen ihre Schuldigkeit, denn diese fliehen am allerwenigsten die Brandung.

Die Ähnlichkeit zwischen Cymopolia oder zarten Halimeden auf der einen Seite, und Corallina auf der anderen Seite ist ungemein groß; diese Algen bilden daher



Fig. 695. *Cladophora spec.* Habitusbild.

eins der nettesten Beispiele für Parallelbildungen (vgl. **1**, 370, 394, **2**, 270).

Alle Brandungs- und Strömungsalgen widerstehen dem auf sie, speziell auf ihre basalen Regionen ausgeübten Zug zunächst durch die Festigkeit ihrer Zellwände, außerdem aber treten noch die Hyphen resp. Rhizoiden hinzu, die kaum bei einer der hierher gehörigen Algen fehlen, mögen sie der roten, braunen oder grünen Gruppe angehören. Wir haben über ihre Entstehung in den verschiedenen Kapiteln berichtet und erinnern nur daran, daß sie bei den Kalkalgen die Gelenke verstärken und oft, z. B. bei Fucus, in derartigen Mengen entwickelt werden, daß der Stiel älterer Pflanzen ein ganz bedeutendes Gewicht zu tragen vermag, wie das WILLE speziell auseinandergesetzt hat.

Bei den Büschen, welche ruhigeres und tieferes Wasser aufsuchen, fehlen derartige Verstärkungshyphen keineswegs, aber sie pflegen doch erheblich zurückzutreten, z. B. in den Stämmchen der Sargassum-, Halidrys und Cystosira-Sträucher.



Fig. 696. *Bryopsis abietina* n. KÜTZING.

Kaum gesagt zu werden braucht, daß auch die Haftscheiben sich der Lebensweise der Büsche anpassen und der gesteigerten Inanspruchnahme durch Zug durch Ausbildung zahlreicher Hyphen gerecht werden.

Will man bäumchenförmige Algen noch besonders unterscheiden, so muß man zu ihnen zunächst Bryopsis rechnen, die mit ihrer ausgeprägt monopodialen Verzweigung tatsächlich kupressoid ist, wie ein Speziesname besagt (Fig. 696). Sie gleichen in gewissem Sinne den sogenannten Pinselalgen, deren einfachste wohl Aurainvillea (Fig. 697), Penicillus, Chamaedoris darstellen, Formen, welche einen mehr oder minder festen Stiel besitzen, der gekrönt wird von einem gewaltigen Büschel lockerer Fäden. Letzteres kann ohne weiteres mit einem Cladophora-Busch verglichen werden. Mögen diese Formen auch keiner starken Bewegung ausgesetzt sein, so fluten doch die freien Äste in leicht bewegtem Wasser.

Nun haben wir aber in den verschiedenen Abschnitten unseres Buches mehr oder minder reich verzweigte Algen beschrieben, welche an sich ziemlich derb und oft fast biegungsunfähig alle Äste mit dichten Haarbüscheln krönen. Solche Pinsel sind gegeben bei Cymopolia (Fig. 697, *3*), bei Sporochnus, Chnoospora, Cutleria (Fig. 697, *2*), Nereia (Fig. 697, *1*); sie treten ganz augenfällig bei Desmarestia (**2**,45) zu gewissen Jahreszeiten hervor und kehren wieder bei Wrangelia, Wilsonaea und anderen Vertretern verschiedener Verwandtschaftskreise. Ihnen können auch die mehr vereinzelt stehenden „Haare" der Dasyen, Brogniartellen usw. zugezählt werden.

In mäßig bewegtem Wasser stehen die Hauptsprosse im allgemeinen verhältnismäßig still und nur die Haare fluten an ihnen hin und her. Wo aber das Ganze einer starken Brandung ausgesetzt wird, muß entweder Aussteifung oder Gelenkbildung erfolgen. Cymopolia hat das letztere vorgezogen (Fig. 697, *3*).

Die buschige Anordnung der Äste und ihr Fluten im Wasser hängt natürlich nicht alleine mit dem Widerstand gegen Wasserbewegung zusammen, sondern läuft auch auf Lichtgenuß und auf Nährstoffaufnahme hinaus. Für letztere ist die feine Verteilung, wie auch die strauchige Aus-

breitung genau so bedeutungsvoll wie für Blütenpflanzen, welche im Wasser leben. Zwecks Sicherung einer solchen haben manche Tange besondere Organe erworben, das sind die in erster Linie für Fucaceen bekannten Luftblasen, die bei Fucus, Ascophyllum, Cystosira u. a. in die Langtriebe eingesenkt erscheinen, während sie bei Halidrys, Sargassum usw. auf besonderen Stielen gebildet werden (**2**, 205). Vermöge ihres Auftriebes heben die Blasen die Äste empor resp. tragen dieselben. Da aber Halidrys, Sargassum und Cystosira meist in ziemlich tiefem Wasser angeheftet sind, er-

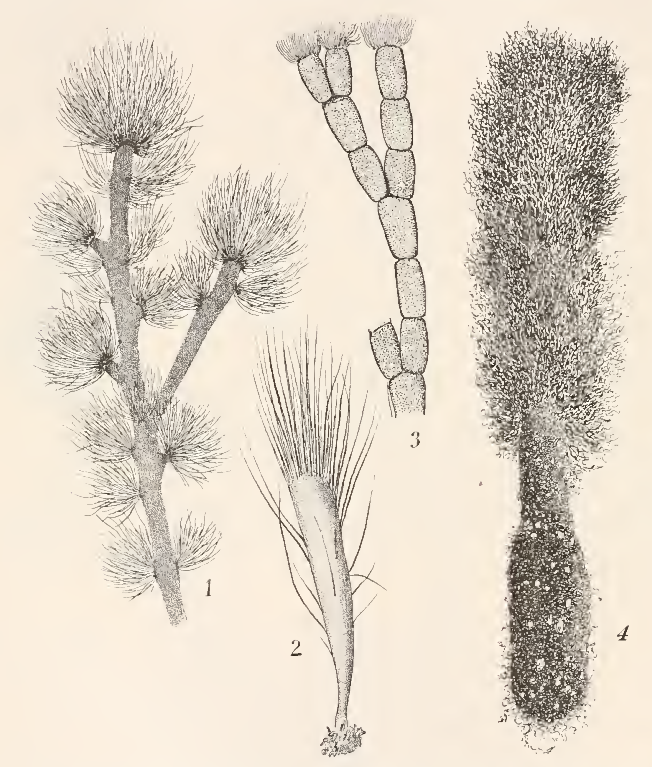



Fig. 697 n. Kuckuck u. Oltmanns. *1 Nereia*, schwach vergr. *2 Cutleria*-Keimling, desgl. *3 Cymopolia barbata*, wenig vergr. *4 Aurainvillea spec.* Orig.

reichen die Zweige niemals die Oberfläche, und so resultiert die schöne Buschform jener Gattungen, die bei ruhigem Wasser so leicht zu beobachten ist. Ascophyllum und Fucus können sich ebenso verhalten, wie ihre eben genannten Verwandten, sie kommen aber auch während der Ebbe in nordischen Meeren häufig an die Oberfläche, und dann schwimmen natürlich die Zweigenden auf dem Wasser.

Schon im Jahre 1835 hatte Pfarrer Clouston, wie ich Le Jolis entnehme, am Strande der Orkneyinseln die Laminarien fein beobachtet. Die

später nach ihm benannte Laminaria Cloustoni (hyperbora) sah er mit aufrechtem Stiel im Wasser stehen, während sich die gefingerte Spreite an ihnen bewegte „like little flaggs", wie unser Gewährsmann sich ausdrückt. Er hat tatsächlich recht. An fast allen nordischen Küsten kann man beobachten, wie bei Niedrigwasser die steifen Stiele solcher Laminarien am Oberende mehr oder weniger aus dem Wasser emporragen und wie die Laubflächen an ihnen entsprechend herabhängen; bei steigender Flut breiten sie sich gleich flatternden Fähnchen aus (S. 276). Man kann, wenn man will, hier von einem Flaggentypus reden. Zu ihm gehören auch die Postelsien und mindestens eine größere Anzahl von Arten der Gattung Lessonia. Aus Harveys und Griggs Angaben geht hervor, daß die dicken Stämme nicht bloß im Wasser aufrecht stehen, sondern auch in der Luft, wenn sie bei Ebbe bloßgelegt werden, etwa so wie Fig. 698 wiedergibt. Sie widerstehen dem Anprall der Brandung und in dieser bewegen sie die Flachsprosse wie die Espe ihre Blätter. Ihre dicken Stiele reißen trotz aller Beweglichkeit nicht so leicht ab.

Der hier besprochene Typus erinnert lebhaft an gewisse Palmen, über welche Haberlandt in seiner Tropenreise berichtet. Er beschreibt dort, wie die Stämme derselben im Sturm wenig gekrümmt werden, während die beweglichen Blätter im Winde flattern.

Anklänge finden sich aber auch an die Pinselalgen.



Fig. 698. *Lessonia fuscescens.* Habitusbild verkl. n. Hooker u. Harvey.

### 5. Blattformen.

Ökologisch zusammengehörig ist diejenige Gruppe von Algen, welche man wohl als Laubalgen bezeichnen kann. Udotea und Laminaria sind die Vorbilder. Eine breite, fast ebene Fläche sitzt einem Stiel auf, der seinerseits mit Haftern am Boden fest verankert ist. Etwas modifiziert erscheinen Padina (**2**, 179), Cutleria adspersa (**2**, 111), Anadyomene (**1**, 358) insofern, als der Stiel meist verkürzt ist, oder aber Halopteris (**2**, 181), Struvea, Thuretia (**2**, 322), Claudea Vanvoorstia, auch Agarum usw., bei welchen das Laub durchbrochen ist. Endlich bilden Ulva, Monostroma, Porphyra, Iridaea, Glaphyrymenia, Omphalophyllum, Punctaria (Fig. 699), wohl auch Phyllitis eine trotz mangelnder Verwandtschaft zusammengehörige Gruppe.

In erster Linie sind diese Gebilde wohl Photomorphosen, aber wir müssen auch die Frage stellen, wie sich die breiten Flächen mit Strömung und Wellengang abfinden. Manche von ihnen ziehen sich einfach vor der Bewegung zurück, so die meisten Ulven (S. 272), aber es ist durchaus nicht gesagt, daß breite Algenformen stets so leben müßten. Monostroma z. B., auch einige Ulven, kommen vielfach unmittelbar am Niveau vor und bewegen sich dort recht stark. Porphyra sieht man zwischen den Flutmarken zwischen Fucus u. a., ja sie geht in die Spritzzone und auf die

umbrandeten Korallenriffe südlicher Meere (S. 277). Trotzdem zerreist das Laub nicht oder nur wenig. Soweit ich sehe, hat das seinen Grund in der außerordentlichen Weichheit der farbigen Zellflächen, die jeder Bewegung nachgeben — wie ein Waschlappen.

Wo dann die Laubflächen derber werden, erhalten sie zwecks Bewegung einen mehr oder weniger langen Stiel, wie die Blätter von Caulerpa, Udotea, Laminaria usw.

Auch unter den eben erwähnten Algen finden sich solche, welche übermäßig bewegtes Wasser fliehen, z. B. kommt weder Udotea noch Caulerpa prolifera meines Wissens direkt in der Brandung vor, immerhin ertragen sie einiges und folgen der Wasserbewegung durch Pendeln und




Fig. 699 n. Thuret, Rosenvinge und Kützing. *1 Ulva Lactuca. 2 Omphalophyllum ulvaceum. 3 Iridaea elliptica;* alle etwas verkleinert.

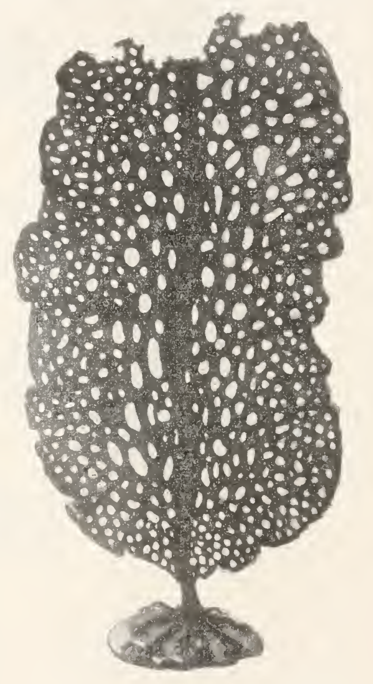
Drehen auf ihren Stielen. Nicht anders verhalten sich die meisten Laminarien aus der Saccharina-Gruppe.

Die mäßigen Strömungen, in welchen sie leben (S. 276), bringen die großen Laubflächen in eine annähernd horizontale Lage, drehen sie gelegentlich um ihre Längsachse und sorgen auch dafür, daß die ganze Pflanze einmal nach einer anderen Richtung überschlägt. Der biegsame Stiel ermöglicht die Bewegung, diese hat aber unzweifelhaft etwas Schwerfälliges. Man bedenke nur, daß gelegentlich Flächen von 4 m Länge und 50—60 cm Breite eine Ortsveränderung erfahren.

Menschlich geredet sind diese großen Laubflächen im Wasser „unpraktisch“, und auch die kleineren Organe dieser Art erleichtern einer

Udotea, Delesseria, Padina usw. keineswegs eine allgemeine Ansiedelung und Verbreitung. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß gerade die Laubalgen mannigfache Einrichtungen erworben haben, welche die Vorteile der Ausbreitung in einer Ebene nicht paralysieren und doch eine größere Beweglichkeit schaffen.

Letztere wird zunächst erreicht durch die Gitterbildung, und als Gitteralge lange bekannt ist Agarum (Fig. 700), ihm schließen sich an Struvea (Fig. 701, *3*) unter den grünen, Claudea (Fig. 701, *2*, *3*), Vanvoorstia, Martensia, Thuretia (Fig. 702), Dictyurus unter den roten Algen. Schon frühere Kapitel des Buches haben uns darüber belehrt, daß die Gitter sich in radikal verschiedener Weise entwickeln. Um so mehr frappiert die äußere Übereinstimmung.


Fig. 700. *Agarum Turneri.* Orig.

Es braucht kaum gesagt zu werden, daß die Gitter den Bewegungen im Wasser weniger Widerstand entgegensetzen, und daß z. B. Agarum die Ortsveränderungen, die wir oben für Laminaria schilderten, viel leichter ausführt. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß Agarum schon für das Leben in der Brandung geeignet sei, tatsächlich kommt dasselbe nach verschiedenen Autoren in dieser auch nicht vor, sondern wächst an geschützten Stellen in einiger Tiefe.

Dasselbe dürfte für Thalassiophyllum gelten, das sich hier wohl anschließt.

Wie weit die übrigen Formen, welche wir oben aufzählten, in die Brandung vordringen, ist mir nicht bekannt, aber ich vermute, daß starker Wellenschlag sie einfach zerfetzen würde, und nehme bis zur weiteren Belehrung durchs Experiment an, daß sie in ähnlicher Weise wie Agarum in den verschiedensten Richtungen um ihren festsitzenden und biegsamen Stiel pendeln. Für solche Bewegung dürfte der in Rede stehende Gitterbau besonders nützlich sein, gleichgültig, ob das Gitter in einer Ebene liegt, wie das hier gewöhnlich der Fall ist, oder ob es prismatisch ausgespannt ist wie bei Dictyurus. Entscheidend aber ist der bewegliche Stiel; durch diesen unterscheiden sich die behandelten Gitter von den später zu besprechenden Netzen, welche entweder unbeweglich festsitzen oder ganz frei schwimmen.

Eine Verkettung der feinen Sprößchen zu Gittern erscheint für den angegebenen Zweck nur dann erforderlich, wenn die ersteren sehr zart sind. Federförmig gestaltete Thallome können genau dieselben Bewegungen ausführen, wenn sie erstens eine schmale, leicht bewegliche Basis haben, und wenn zweitens alle feineren Auszweigungen des Thallus relativ starr und unbeweglich sind. Ich erinnere u. a. an Pterosiphonien, an Ptiloten,

Plumarien, an Plocamium, Halopteris (Fig. 702) und viele andere, ja ich ziehe sogar, trotz seines radiären Baues, Dasycladus hierher. Speziell an den mäßig bewegten Standorten dieser Alge kann man deren Pendelbewegungen um die feste Basis unschwer verfolgen, und ich zweifle nicht, daß dieselben weit schwerfälliger ausfallen würden, wenn nicht die starren Wirteläste das hemmende Wasser zwischen sich hindurch passieren ließen.

Gleiches könnte von Cladostephus gelten, obwohl derselbe im übrigen ebensowenig wie Dasycladus zu den Laubalgen gezählt werden darf.




Fig. 701. *1* u. *2 Claudea elegans*, Orig. *3 Struvea* n. MURRAY u. BOODLE.

Die Durchlöcherung des Laubes ist aber nicht der einzige Weg, den größere Algen wählen können, um mit den Wellen fertig zu werden. Daß es andere gibt, zeigt uns Alaria. Die ungemein derbe Mittelrippe trägt ja beiderseits einen relativ zarten Flügel. Wenn sich der Tang im brandenden Wasser, wie man z. B. an Norwegens Küsten leicht sehen kann, bewegt, klappen die Flügel zusammen, etwa so, wie wenn man ein Tuch, über einen biegsamen Stab gelegt, durch das Wasser zieht. Die Flügel der Alaria erinnern demnach an die Flächen der Monostroma.

Auch andere gerippte Laminarien verhalten sich wohl ähnlich, und mit ihnen wird man, denke ich, Formen wie Delesseria sanguinea u. a. in

Parallele stellen. Ich weiß sehr wohl, daß diese nicht in der Brandung vorkommen, aber auch im mäßig bewegten Wasser wird ein solcher Bau von Bedeutung sein können.

Man wird aber kaum behaupten dürfen, daß alle Tange mit Mittelrippe hierher zu zählen sind. Niemals sieht man bei Fucus u. a. eine Längsfaltung der Thallome während der Bewegung; die Gewebe seitlich von der Rippe sind auch viel zu steif und derb dazu. Die Rippe ist hier zur Erhöhung der Zugfestigkeit ausgebildet.

Die gesteigerte Beweglichkeit des Algenlaubes kann aber weiterhin durch eine Annäherung an den Peitschentypus erreicht werden. So gibt es Laminarien der Saccharina-Gruppe, ja Formen der Lam. saccharina selber, welche nach FOSLIE in ziemlich starker Brandung sehr wohl gedeihen. Das Laub wird hier relativ schmal und resistent, der Stiel bildet sich zu einem zugfesten Organ ersten Ranges aus und vermag, wenn ich WILLES Angaben zugrunde lege, bei Bleistiftdicke etwa $2^1/_2$ kg zu tragen,

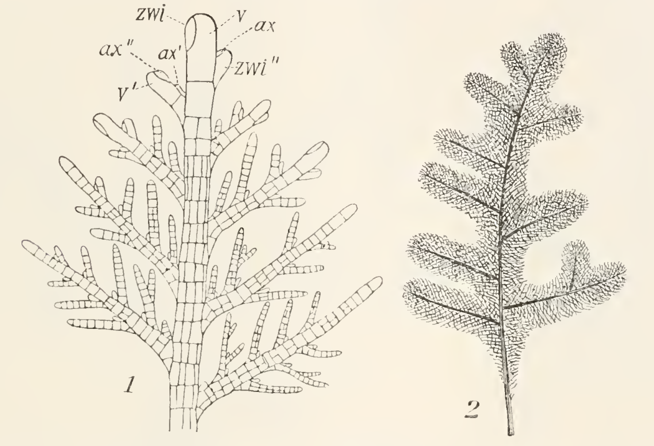



Fig. 702 n. GOEBEL u. FALKENBERG. *1 Halopteris filicina. 2 Thuretia quercifolia.*

ehe die Elastizitätsgrenze erreicht wird. Das Ganze ist kaum etwas anderes wie ein gestielter Lederriemen.

An solche Formen reihen sich dann Laminaria digitata und andere mit stark zerschlitzter Spreite; auch sie klingen an Himanthalia an, und im Grunde unterscheiden sie sich von den eben erwähnten Arten des Saccharina-Typus nur dadurch, daß an dem Stiel statt e i n e s zahlreiche Riemen zerren, sobald Brandung oder Strömung ihre Wirkungen ausüben. Vorausgesetzt ist dabei, daß der Stiel eines solchen Laminaria-Laubes äußerst zugfest und biegsam sei und mit den übrigen Teilen flute. Dem ist in der Tat so, wie auch der statt L. digitata häufig verwendete Name Lam. flexilis andeutet.

Durvillea gehört nach SKOTSBERG, Lessoniopsis nach GRIGG in diese Gruppe.

Aus der Peitschenform der Laminaria flexilis u. a. hat sich nun ein Typus herausgebildet, den man als B o j e n t y p u s bezeichnen kann. Nereocystis (Fig. 703) ist der beste Repräsentant für denselben. Bei dieser

Riesenlaminaria hat sich ja an der Basis des Laubes eine gigantische Schwimmblase entwickelt, der Stiel ist dermaßen zugfest, daß die Anwohner des Behringsmeeres ihn gelegentlich als Leine verwenden. Dem entspricht die Lebensweise, die wir oben (S. 281) geschildert haben (Mc. Millan, Frye).

Die Schwimmblase, welche hier wirklich den Namen verdient, hebt das Laub bis an die Wasseroberfläche, dieses legt sich nach einem Bilde




Fig. 703. *Nereocystis Lütkeana P. et R.* *1* u. *2* junge Stadien n. Mc. Millan. *3* fast erwachsene Pflanze n. Postels u. Ruprecht.

bei Frye parallel zur Strömung wohl mit einer Fläche nach oben, und Blase wie Laub machen alle Wasserbewegungen mit, wie eine an langer Trosse verankerte Boje.

Ein Bojentang ist auch Macrocystis, nur ist hier im Vergleich zu Nereocystis die große Boje in zahlreiche kleine aufgelöst. Vermöge der

letzteren hebt die Pflanze ihre Blätter an die Oberfläche, sie macht alle Wellenbewegungen mit und trägt andererseits dazu bei, die Gewalt der Wogen zu brechen, wie das die Reisenden (z. B. DARWIN, vgl. GOEBEL) mehrfach schildern.

Seitenstücke zu diesen Tangen sind im Süßwasser wohl Ranunculus fluitans u. a., wenn ihnen auch die Bojen fehlen.

Eine Boje in etwas anderem Sinne dürfte Asperococcus sein; man könnte ihn auch mit einem Ballon vergleichen (Fig. 704), denn an größeren Algen mit dünnem Stiel festgehalten, pendelt er im Wasser hin und her.

#### 6. Netzalgen.

Wird die Peitschenform durch lebhafte Wasserbewegung diktiert, so scheint die Netzform der Algen im wesentlichen auf allseitige Umspülung durch das Medium bei ruhigem Wasser berechnet zu sein. Das gilt für Hydrodictyon, welches kaum anders verstanden werden kann, ebenso für Microdictyon umbilicatum, das wohl stets in relativ großer Tiefe vorkommt, und endlich für Halodictyon (**2**, 323), das auch für tiefes Wasser angegeben wird, und vielleicht noch für einige andere. Ich glaube aber, man würde fehl gehen, wenn man die Gestalt zahlreicher anderer Algen, wie Struvea, Alaria, Boodlea, Hydroclathrus usw., allein aus dem Streben nach allseitigem Kontakt mit dem Wasser erklären wollte, hier sind sicher noch andere Faktoren maßgebend gewesen, die später Erwähnung finden sollen.


Fig. 704. *Asperococcus bullosus* n. THURET.

### b) Innere Reibung.

#### 1. Allgemeines.

Die im vorstehenden Kapitel geschilderte Anpassung an Wellenschlag und Strömung setzt eine Anheftung der Algen an eine feste Unterlage voraus. Das ist anders bei den Organismen, welche unter dem Namen Plankton zusammengefaßt werden. Ohne Berührung mit dem Substrat schweben sie in der umgebenden Flüssigkeit. Besser kann man vielleicht sagen, daß die Planktonten im Wasser absinken, aber durch besondere Vorkehrungen kann der Vorgang auf Null reduziert werden, d. h. das Sinken geht in Schweben über; ein ruhiges Medium vorausgesetzt bleiben sie am gleichen Ort lange stehen. W. OSTWALD hat die Theorie der Planktons am präzisesten entwickelt. Ihm sprechen wir wie andere das Vorstehende und das Folgende nach.

Das spezifische Gewicht der Planktonorganismen ist, wie das der meisten Algen um ein Geringes größer als das des umgebenden Mediums und wenn es auf dieses allein ankäme, würden die fraglichen Gebilde wohl bald in die Tiefe sinken.

W. OSTWALD macht aber darauf aufmerksam, daß natürlich auch das spezifische Gewicht des Wassers eine Rolle spielen müsse, daß es demnach

auf die Differenz des spezifischen Gewichtes von Wasser und Alge ankomme. Der Organismus wird am leichtesten schweben, wenn beide Größen gleich sind, er wird sinken, wenn die eine, steigen, wenn die andere überwiegt.

Nach OSTWALD aber kommt zu diesem Faktor noch die innere Reibung der Flüssigkeiten hinzu, d. h. die Kraft, welche sich der Bewegung ihrer Teile oder Einschlüsse widersetzt. Diese ist von der Temperatur in viel höherem Maße abhängig als das spezifische Gewicht. Setzt man sie bei 0° für destill. Wasser gleich 100, so beträgt sie bei 25° nur noch etwa 50, d. h. ein Körper sinkt in Wasser von 25° doppelt so rasch als in solchem von 0°.

Der Salzgehalt des Meeres sorgt, das ist klar, für eine, wenn auch mäßige Zunahme der inneren Reibung. Das alles kommt besonders in Frage, wenn es sich um eine Ortsveränderung von Planktonten in kurzer Zeit handelt, doch hat OSTWALD wohl die Wirkungen dieses Faktors für die großen Vegetationsperioden überschätzt.

Mit solchen Eigenarten der Außenwelt findet sich aber der schwebende Organismus nicht bloß durch die erwähnte Regulierung des spezifischen Gewichtes ab, sondern auch dadurch, daß er „Formwiderstände" schafft. Solche sind — OSTWALD — besonders bedingt durch die spezifische Oberfläche, d. h. durch das Verhältnis der absoluten Oberfläche zum Volum. Dieser Begriff bringt das in eine Formel, was von HENSEN an alle Planktonforscher betont haben: Im Plankton hat die Natur Organismen gezüchtet, welche in der Vergrößerung resp. besonderen Ausgestaltung der Oberfläche ein Mittel gefunden haben, um vermöge dieser ein Absinken auf den Grund zu verhindern. Sie lassen ihre Körperform und die im Wasser gebotenen Widerstände gegeneinander wirken, um das Schweben zu erreichen.

Das Neue an der OSTWALDschen Theorie ist der Hinweis auf die innere Reibung, doch hat von dieser bereits SCHRÖTER gesprochen, nachdem er mit einem Physiker verhandelte; und HENSEN, der trotz mancher Vorläufer als der Vater der Planktonkunde bezeichnet werden darf, sagte, daß die eigenartigen Formen der schwebenden Organismen nur verstanden werden können, wenn man an den Widerstand denkt, welchen sie dem Niedersinken entgegensetzen. Das kommt in den Arbeiten seiner Schüler SCHÜTT (über das Meeresplankton) und APSTEIN (über das Süßwasserplankton) klar genug zum Ausdruck.

Die Anpassung der verschiedenen Familien, Gattungen und Arten an das Planktonleben ist im einzelnen recht mannigfaltig und variabel, deswegen muß ich mich, wie immer, auf die Besprechung gewisser Typen beschränken, und gerade im folgenden Kapitel wird der eingeweihte Leser vielleicht manches Detail vermissen, ich hoffe aber, er wird auch Nachsicht üben, denn die Plankton-Literatur ist weit zerstreut, und die Beobachtungen sind oft in kaum zugänglichen Zeitschriften niedergelegt. Dazu kommt, daß infolge des massenhaft gesammelten Materials die Speziesbeschreibung einen fast erschreckenden Umfang angenommen hat. Ohnehin kommt es uns nur auf die prinzipiell wichtigen Dinge an.

Über Meeresplankton informieren unter anderen: SCHÜTT, GRAN, LOHMANN, KARSTEN, CLEVE, MANGIN usw.

Über Süßwasser wären nachzusehen: APSTEIN, BACHMANN, SCHRÖTER, CHODAT, SCHRÖDER, SCHMIDLE, LEMMERMANN, SELIGO, BORGE, WHIPPLE, FORTI, WEST, SMITH, HANSEN-OSTENFELD u. a.

Eine Zusammenstellung gibt STEUER und eine solche findet sich auch, wenigstens teilweise im ersten Band unseres Buches.

Im Gegensatz zu den Algen des Benthos, die ja häufig riesige Dimensionen erreichen, sind diejenigen des Plankton außerordentlich klein, makroskopisch kaum sichtbar, und in der Regel ein- oder wenigzellig; Volvox-Kugeln sind schon Riesen unter jenen Zwergen. Alle diese kleinen Formen sind Vertreter niederer Algenfamilien. Außer einigen Volvocinen gehören höhere Grünalgen dem Plankton nicht an, von wirklichen Phaeophyceen und von den Florideen sind mir keine Vertreter in der Schwebeflora bekannt. Das ist nicht unverständlich. Wir haben, zweifellos mit Recht, Flagellaten als Anfangsglieder der verschiedenen Algenreihen angesprochen; von diesen leiteten wir alle die seßhaft gewordenen Formen, das Benthos, her, und ich möchte glauben, daß mit der Seßhaftigkeit wie bei den Völkern auch bei den Algen die höhere Entwicklung begann, denn jetzt erst wurde erfordert eine „Stellungnahme" zum Substrat (und damit eine Polarisierung), eine Abfindung mit Wasserbewegung, Licht und anderen Faktoren.

Formen, die nicht zur lebenslänglichen Festheftung gelangten, haben zwar ihre Einzelzellen in mannigfaltiger Weise ausgestaltet und mancherlei Anpassungen gezeitigt, sie sind aber nicht zur Gewebebildung, zur Differenzierung von Basis und Spitze usw. vorgeschritten und damit auf einer relativ niedrigen Stufe zurückgeblieben. Eine weitgehende Gewebedifferenzierung verbietet aber auch die schwimmende Lebensweise. Große treibende Formen können eine feste Lichtlage nicht oder nur schwer einnehmen, und so wird der Photosynthese durch ein- oder wenigzellige Organismen, die in jeder beliebigen Stellung volle Durchleuchtung erfahren, am besten gedient. Kleine Organismen nehmen Nährmaterialien aus dem Wasser am leichtesten auf, und ferner sind sie im bewegten Wasser zweifellos im Vorteil gegenüber großen Algen mit vielen Zellen. Letztere bedürfen in den Wellen eines besonderen Festigungsapparates; dieser aber wird gespart, wo sich die Spezies in Einzelzellen auflösen.

Man hat sich nun die Frage vorgelegt, welchen Ursprung die Planktonorganismen haben und Wesenberg-Lund, Lohmann u. a. leiten die echten Planktonten ab von neritischen Organismen. Die schwebenden Algen stammen ab von Grundformen, welche vom Boden losgelöst und in das freie Wasser hinausgespült wurden. Es gibt oft zwei Arten in derselben Gattung, von denen die eine noch als Grundform erhalten ist, während die andere eine schwebende Lebensweise begonnen hat. Dieser Prozeß der Loslösung vom Substrat hat sich im Meer unabhängig von dem vollzogen, was in den Süßwässern vor sich ging. Deshalb sind die Planktonten des Süßwassers und des Salzwassers voneinander durchaus verschieden. Wenn ähnliche Formen vorkommen, wie wir das später für Attheya und Rhizosolenia beschreiben werden, so beruht das nach unseren Autoren auf einer nachträglichen Einwanderung. Ist die Auffassung richtig, so könnten wir vielleicht auch die Tatsache verstehen, auf die Pascher aufmerksam macht, daß schwebende Chlorophyceen im Meere nicht oder höchstens in minimalster Menge vorkommen, während Diatomeen, Heterocontae, Chrysomonaden und Coccolithophoridae überall vertreten sind.

## 2. Einzelne Gruppen.

Versuchen wir nunmehr, uns über die Anpassungen im einzelnen klar zu werden, so mag zunächst gefragt werden, ob eine Veränderung des spezifischen Gewichts erfolgen könne, um das Schweben zu erleichtern. Notwendig wird das bei denjenigen Gebilden kaum sein, welche Lohmann zum Nannoplankton (Zwergplankton) zählt. So gut wie feine anorganische

Partikelchen lange im Wasser schweben, können wohl auch Zellen von der Größenordnung der Bakterien, minimale Flagellaten, Protococcoideen usw. im Wasser suspendiert bleiben, ohne daß es dazu besonderer Vorkehrungen bedürfte. Soweit ich sehe, fehlen Schwebevorrichtungen und ähnliches an besagten Zellen ganz — wenn man nicht die Geißeln der Flagellaten hierfür in Anspruch nimmt.

Sicher spielen die Cilien bei größeren Planktonten eine erhebliche Rolle. Man denke nur an die ganze Volvocinen-Reihe von Polyblepharis bis hinauf zum Volvox selber, an die ihnen parallel gehenden und analog gestalteten braunen Flagellaten (**1**, 6; **1**, 16 usw.), an die Peridineen usw. Auch Dinobryon reiht sich hier an.

Alle diese Formen sind vermöge ihrer Eigenbewegung nicht bloß imstande, sich an der Wasseroberfläche zu tummeln, sie können auch, je nach Beleuchtung, Temperatur usw. tiefere Schichten aufsuchen, um später nach Bedarf wieder aus letzteren emporzusteigen. Solche Wanderungen sind besonders an Volvox leicht zu verfolgen.

Die Kugel- und Eiform, welche zahlreichen Vertretern der Gruppe eigen ist, erleichtert natürlich die Bewegung im Wasser, doch sind unter den begeißelten Planktonten vielfach auch andere, für das Schwimmen scheinbar unzweckmäßige Gestalten vorhanden. Ich erinnere nur an viele Peridineen, an Gonium, Platydorina usw. Hier handelt es sich um Formen, die durch kräftige Geißeln immer noch gut bewegt und an geeignete Orte hingeschafft werden können, die aber andere Anpassungen dazu erworben haben; wir werden später noch zu berichten haben, daß die Wirkung der Geißeln sehr stark paralysiert werden kann durch andere Ausgestaltungen, welche ebenfalls zu dem Planktonleben in engster Beziehung stehen.

Trotz des eigenartigen Geruches, in den dies Wort sich heute gesetzt hat, kann man die Geißelträger als automobile Formen den anderen Planktonten gegenüberstellen, welche den Mangel selbständiger Bewegung durch spezifische Vorkehrungen anderer Art ausgleichen, um auch ihrerseits monatelang im Wasser suspendiert zu bleiben. Man kann im Gegensatz zu den Schwimmern mit den Autoren von Schwebern reden, und wir untersuchen nun, wie die Schwebefähigkeit nicht durch vitale, sondern durch rein mechanische Mittel erhöht wird.

Da wendet sich der Blick zunächst auf das schon oben besprochene spezifische Gewicht. Kann dieses geändert werden? Plasma und Zellwand der Planktonten haben gewiß dasselbe spezifische Gewicht wie die gleichnamigen Teile anderer Pflanzen, dagegen können in der Zelle Stoffe gegeben sein, welche diese in unserem Sinne erleichtern. Zu solchen, die übrigens nicht ad hoc gebildet zu sein brauchen, gehört das Öl, auf welches immer und immer wieder hingewiesen wird. Auch sonst könnten spezifisch leichtere Stoffe in Frage kommen. Aber welche das seien, wird meistens nicht gesagt. Ebenso bekannt wie auffallend ist es (s. Lauterborn), daß abgetötete Planktonten ziemlich rasch zu Boden sinken. Da ihre Form auf diesem Wege nicht verändert wird, fragt man sich, ob die Zellen irgend etwas abgeben und so ihr Gewicht heraufsetzen. Bei den Cyanophyceen sollen nach Klebahn Gasvakuolen zugegen sein; die Frage ist viel behandelt, aber nicht geklärt. Im gleichen Sinne wie spezifische leichtere Substanzen kann eine Herabminderung der Zellwanddicke wirken. Schütt weist z. B. auf Antelminellia hin (Fig. 705). Die Zellwand entbehrt aller der schönen Skulpturen, welche sonst Diatomeen auszeichnen, sie ist dünner als diejenige irgendeiner Grunddiatomee. Erwähnt

wird mehrfach, daß Planktondiatomeen mit derber Haut reichlich Öl im Zellinneren führen. Sie gleichen durch den Inhalt das Gewicht der Wand aus.

Bei den im Plankton lebenden Volvocineen, Peridineen usw. finden wir häufig Kugel-, Ei- und Spindelformen, aber auch in anderen Gruppen kehren solche wieder, sie alle stellen OSTENFELDS Sphaeroplankton dar. Ich erinnere besonders an Halosphaera (Fig. 705, *1*), Eremosphaera u. a. Diese Algen bilden ungemein große grüne Zellen von 1—2 mm Durchmesser, die demgemäß schon mit bloßem Auge sichtbar sind (punti verdi der Neapler Fischer). Ihnen reihen sich, wenn auch in etwas anderer Form, Pyrocystis Noctiluca, wie auch Antelminellia (Fig. 705, *2*) u. a. an. Die großen Zellen besitzen wohl eine erhebliche Reibung an ihrer Oberfläche, ob das aber genüge, um sie vor dem Niedersinken zu bewahren, scheint mir nicht ganz klar. Das Schweben könnte durch den Ausgleich des spezifischen Gewichts gefördert werden. Öl ist nicht in solcher Menge vorhanden, daß es wesentlich in Frage kommen könnte; dagegen möchte man auf den Zellsaft hinweisen, der ja, von dünnem Wandbelag umschlossen, die Hauptmasse der Zellen ausmacht. Durch mehr oder minder große Konzentrierung desselben könnte wohl einiges erreicht werden, doch ist einstweilen die Sache kaum ganz zu übersehen.

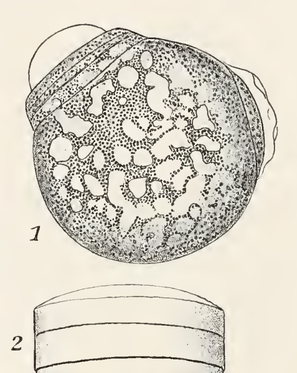


Fig. 705. *1 Halosphaera viridis* n. GRAN. *2 Antelminellia gigas* n. SCHÜTT.

Mit der riesigen Antelminellia ist aber schon auf eine Zellform hingewiesen, die unter den Planktonalgen sehr häufig ist, nämlich auf den Trommeltypus, wie ihn SCHRÖDER genannt hat, Cyclotellen, Stephanodiscus, auch Melosira und viele andere gehören dazu; und wenn die Höhe der Trommel kleiner und kleiner wird, gelangen wir zu relativ dünnen Scheiben („Diskoplankton", OSTENFELD), die unter den Planktonalgen ebenfalls nicht selten sind.

Sinken schon die bekannten Metallplatten (Münzen usw.) im Wasser langsam ab, so wird das mit den spezifisch leichten Plankton-Trommeln und -Platten erst recht der Fall sein. Vielfach wird die Abwärtsbewegung durch jene Zellformen einfach aufgehoben.

Im Gegensatz zu der Trommel- und Scheibenform steht die bei Planktonalgen nicht seltene Stabform. Ich erinnere nur an viele Synedra-Arten (**1**, 146) usw. Hier schützt die Form als solche kaum vor dem Hinabsinken auf den Boden, allein die Masse dieser Stäbchen ist meist so gering, daß schon dadurch das Treiben im Wasser ermöglicht wird.

Jene einfachen Zellformen und deren spezifisches Gewicht reichen offenbar nicht immer aus, um die Planktonten an der Oberfläche des Wassers oder in mäßigen Tiefen zu halten. Es sind daher bei den verschiedenen Formen noch zahlreiche Vorkehrungen verschiedenster Art getroffen, um das Verweilen in den oberen Wasserschichten zu erleichtern.

Viele Planktonalgen besorgen dies durch Gallerte, welche einige oder zahlreiche Zellen zu mehr oder weniger regelmäßigen Kugeln, Klumpen usw. vereinigt. Solche Massen treiben dann leicht an der Oberfläche und man könnte wohl von einem Froschlaichtypus reden.

Zu diesem wäre zunächst Phaeocystis zu zählen (Fig. 706), deren Schleimmassen die Oberfläche nordischer Meere oft in riesenhaften Mengen bedecken.

Jene sind zwar unregelmäßig, lassen aber doch gewisse Umrisse unschwer erkennen. Ob das noch der Fall sei bei den Organismen, welche

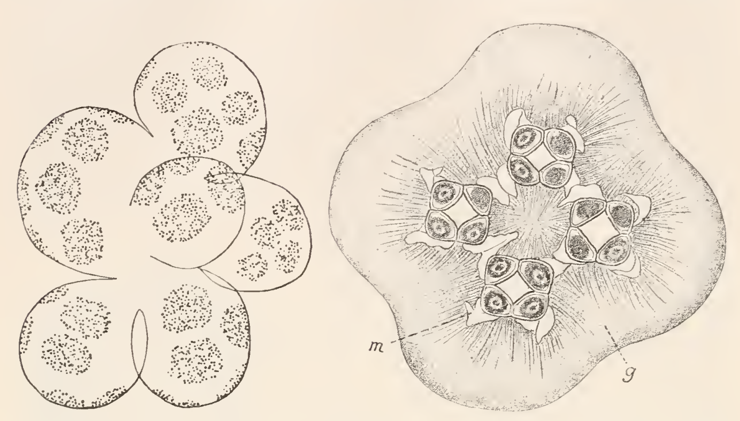



Fig. 706. *Phaeocystis Pouchetii* n. LAGERHEIM. (SENN.)

Fig. 707. *Staurogenia Lauterbornii* Schmidle. *g* Gallert. *m* Reste der mütterlichen Zellwand n. SCHROEDER.

bei Triest den mare sporco hervorrufen, ist mir zweifelhaft. CORI, FORTI, STEUER, SCHILLER u. a. geben darüber Auskunft. Es handelt sich wohl um Peridineen oder auch um Diatomeen, welche in ungeheuren Massen erscheinen und von Schleim umhüllt werden. Die Sache ist kaum ganz geklärt.

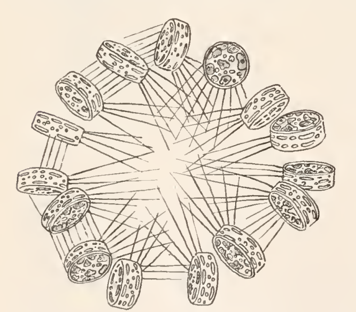


Fig. 708. *Cyclotella compta* n. KIRCHNER.

Durchaus regelmäßig erscheint die Gallerte der grünen Staurogenia Lauterbornii Schmidle (Fig. 707). Die Zellen derselben weisen eine konstante Anordnung im Zentrum einer weichschleimigen Masse auf, die ihrerseits meistens eine strahlig-fädige Struktur besitzt. Hier reihen sich dann das Dictyosphaerium (**1**, 273), ferner CHODATS Sphaerocystis sowie eine Anzahl anderer Protococcoideen usw. an.

Unter den Diatomeen zeigt nach SCHROETER Cyclotella compta var. radiosa ein analoges Verhalten. Die Zellen dieser Alge sind zu 16—32 durch eine zarte Gallerte vereinigt, welche noch von derberen Fäden durchsetzt wird. Nur die letzteren sind in der Fig. 708 angegeben. Manche andere Diatomeen dürften sich anschließen und vielleicht auch Desmidiaceen, z. B. das von SCHROEDER neuerdings behandelte Cosmocladium saxonicum, das seine in Schleim eingebetteten Zellen noch durch besondere Fäden vereinigt usw. (**1**, 108).

Viele Planktonalgen vereinigen aber ihre Zellen ohne viel Gallerte zu einfachen Fäden, Stäben und Bändern.

Als einfachste Vertreter dieses Typus kann man wohl Conferven, Hormidien, ja auch viele Spirogyren und andere Zygnemen ansprechen, denn bei vielen von den letztgenannten spielt der kurze bei der Keimung bemerkbare Rhizoidfortsatz nur eine untergeordnete Rolle, die Fäden bilden jene schwimmenden Watten, welche bekanntlich vielfach durch die von ihnen selbst entwickelten Sauerstoffblasen an der Oberfläche festgehalten werden.

Von den Diatomeen schließen sich hier zunächst die Melosiren (1, 168) und deren Verwandte an, dann Rhizosolenia-Arten (Fig. 709, *1*), die mit ihren abgeschrägten Enden aneinander haften, ferner Pyxilla baltica Hensen (Fig. 709), und in gewissem Sinne auch Fragilaria u. a. (Fig. 709, *3*). Die beiden letztgenannten Gattungen weichen allerdings zusammen mit manchen anderen von den erstgenannten dadurch ab, daß die Querschnitte der Fäden nicht mehr kreisförmig, sondern elliptisch bis fast stabförmig sind (Fig. 709, $3^b$), man hat es also zum Teil mit Bändern zu tun.

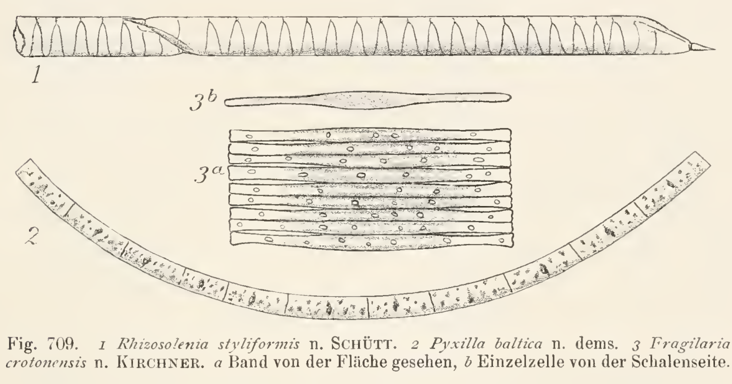



Fig. 709. *1 Rhizosolenia styliformis* n. SCHÜTT. *2 Pyxilla baltica* n. dems. *3 Fragilaria crotonensis* n. KIRCHNER. *a* Band von der Fläche gesehen, *b* Einzelzelle von der Schalenseite.

Bei solchen Fäden und Bändern besteht nun, falls sie völlig starr sind, die Möglichkeit, daß sie durch die Wasserbewegung auf eine der schmalen Seiten, oder kurz gesagt, auf den Kopf gestellt werden und dann rasch zu Boden sinken.

Dem wird im einfachsten Falle durch eine Krümmung vorgebeugt, wie wir sie bei Pyxilla (Fig. 709, *2*) sehen. Jede einzelne Zelle ist bogig gekrümmt und der ganze Faden desgleichen; danach muß das Ganze mit der konvexen Seite nach unten im Wasser schweben und auch nach Bewegungen in diese Lage zurückkehren.

Diese Erscheinungen werden nun von den stabförmigen Einzelzellen repetiert, welche ich oben erwähnte, z. B. ist Thalassothrix longissima Clev. u. Grun. (Synedra Thal.) fast genau so gebogen wie die Pyxilla-Fäden (Fig. 710, *2*), und auch an fast nadelförmigen Ceratium-Arten sind Krümmungen unverkennbar, ja ich möchte glauben, daß es größere Diatomeen aus der Synedra-Gruppe, überhaupt reine Stabformen, soweit sie isoliert im Plankton leben, ungekrümmt kaum gibt.

Die Krümmungen der Rhizosolenia Sigma (Fig. 710, *4*), sowie die seltsame Biegung in der einen Nadel von Rhizosolenia semispina (Fig. 710, *1*),

und manches ähnliche haben wiederum den Zweck, eine Vertikalstellung der spitzigen Zellen auf die Dauer zu verhindern. Schütt spricht von einem Steuer, und es ist ja auch wohl klar, daß die gekrümmten Spitzen die

Fig. 710 n. Schütt. *1 Rhizosolenia semispina.* *2 Synedra Thalassothrix.* *3 Rhizosolenia Stolterfothii*, Ende einer Kette. *4 Rhizosolenia Sigma.* *5 Rhizosolenia Stolterfothii*, ganze Kette. *6 Chaetoceras secundum*, ganze Kette, von oben gesehen.

Zelle herumdrücken müssen, falls diese eine entsprechend rasche Bewegung abwärts macht. Freilich die mechanischen Momente, die dabei in Frage kommen, bedürfen wohl noch erneuter Prüfung.

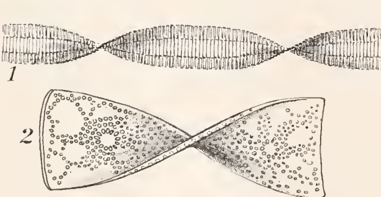



Fig. 711. *1 Fragilaria* n. Schroeter. *2 Streptotheca* n. Schütt.

Die bogenförmigen Krümmungen der Pyxilla können nun bei Rhizosolenien (z. B. Rh. Stolterfothii, Fig. 710, *3*, *5*) in schraubige Windungen übergehen, die völlig starr sind und demgemäß dem Wasser beim Hinuntersinken ziemlichen Widerstand entgegenbringen. Chaetoceras secundum (Fig. 710, *6*), auf das wir noch zurückkommen, verhält sich ähnlich und eine analoge Deutung müssen auch wohl die schraubig gewundenen Bänder mancher Diatomeen (Fragilaria, Fig. 711, *1*), die „gedrehten“ Fäden von Desmidium,

die gekrümmten Scheiben von Platydorina (**1**, 221) und die gewundenen Zellen der als Diatomee noch zweifelhaften Streptotheca (Fig. 711, *2*) erfahren.

Die Gefahr des Absinkens bei Vertikalstellung besteht bei den Fäden, von welchen wir reden nur solange, als dieselben starr sind; bei biegsamen Fäden kann davon kaum die Rede sein. Wir sehen deshalb bei den Diatomeen häufig Ketten an Stelle jener treten.

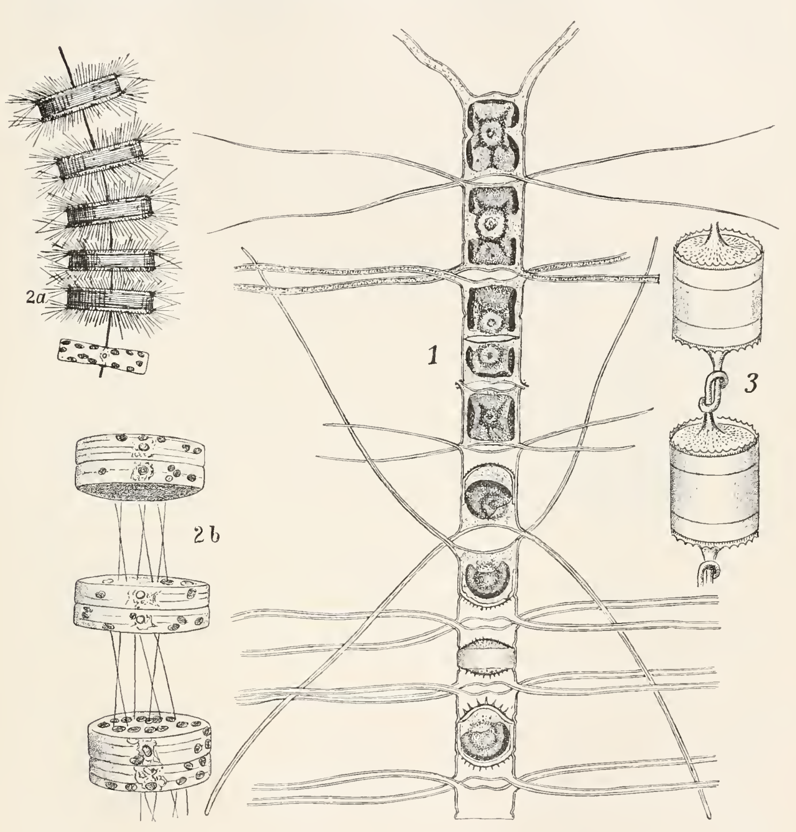



Fig. 712. *1 Chaetoceras spec.* n. SCHÜTT. *2a Thalassiosira gravida* n. MANGIN. *2b Coscinodiscus polychordus* n. GRAN. *3 Syndetocystis barbadensis* n. SMITH.

Die Schwester- resp. Nachbarzellen, welche z. B. bei Melosira fest vereinigt sind, lösen sich in anderen Fällen aus dem Verbande, bleiben aber sekundär miteinander verbunden. Die Verknüpfung kann einfach durch Gallertfäden erfolgen, deren bei Coscinodiscus-Arten mehrere (Fig. 712, $2^b$), bei Thalassiosira aber nur einer vorhanden zu sein pflegt (Fig. 712, $2^a$); in anderen Fällen reichen auch (Tabellaria u. a.) kurze Gallertpölsterchen aus, die dann auch die bekannten Zickzackketten herbeiführen helfen.

Sehr standhaft dürften solche Verbindungen nicht sein, wo diese verlangt werden, muß die Membran resp. deren Fortsätze mithelfen. Bei Chaetoceras z. B. sind es die von den Schalen seitwärts schräg ausspreizenden Hörner, welche übereinander greifen und so für den Zusammenhalt sorgen (Fig. 712, *1*). Bei anderen Diatomeen besorgen das Fortsätze, welche von der Schalenmitte ausgehen; bei Syndetocystis greifen dieselben (Fig. 712, *3*) hakig ineinander, und das ist die vollkommenste Einrichtung, welche mir in dieser Beziehung bekannt ist. Über manche andere möge man in den Diatomeenhandbüchern nachschauen und auch die Planktonliteratur vergleichen.

An die Schrauben der Rhizosolenia Stolterfothii lassen sich wohl die hohlkugeligen Coelastrum-Arten und ähnliches anknüpfen.

Bei Coelastrum reticulatum sind es Membranfortsätze, welche die grünen Kugelzellen zu einer runden Gruppe vereinigen, und bei Coelastrum proboscideum (Fig. 713) sorgen Verlängerungen der Zellen selber für eine Kombinierung zu einem Hohlnetze; solches kehrt bei Hydrodictyon in ganz ähnlicher Weise wieder. Daß bei letzterem das Gesamtnetz mehr Schlauchform hat, tut nichts zur Sache. Die Anpassung ist klar. Die Netzform sorgt für allseitige Umspülung der Zellen, aber andererseits hemmt sie das Absinken vermöge des Filtrationswiderstandes der Maschen. Eine Vollkugel aus Zellen der gleichen Art wie die vorliegenden zusammengesetzt, würde wohl unfehlbar in kürzester Zeit auf den Boden der Gewässer „abstürzen".

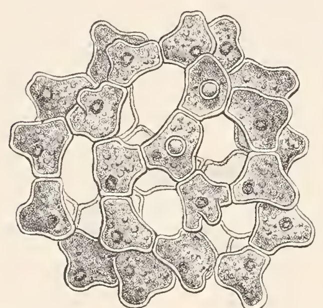


Fig. 713. *Coelastrum proboscideum* n. SENN.

Natürlich brauchen die Netze nicht immer so regelmäßig zu sein, wie in den erwähnten Fällen, unregelmäßigere Ballen, wie bei Botryococcus, spielen eine ähnliche Rolle und vielleicht sogar die Buschform des Dinobryon (**1**, 12). Mögen auch in erster Linie die Cilien ihre Schuldigkeit tun, die kombinierten Becher sind jedenfalls auch ein Hemmnis für das Hinuntersinken.

Einen besonderen Typus stellen die Gebilde dar, welche OSTENFELD mit dem Namen Chaetoplankton bezeichnet. Starre Borsten- oder stachelähnliche Fortsätze sind das Kennzeichen. Zunächst mögen die Ceratien erwähnt sein. Mit ihren mannigfach ausgestalteten Hörnern, von welchen Fig. 714 eine Auswahl gibt, schaffen sie zum Teil fast abenteuerliche Gestalten. Alles sorgt dafür, daß der Zelleib beim Absinken gegen den Boden gekehrt ist.

Ganz eigenartig ist Chrysosphaerella longispina. Lange Stäbe strahlen von jeder der Zellen aus, welche die Kugel zusammensetzen (Fig. 715). Dazu kommen noch Geißeln, so daß hier zwei Mittel gegeben sind, welche das Schweben erleichtern, eine Erscheinung, welche vielfach vorkommt. In einem anderen Sinne ist das auch bei Chaetoceras-Arten so. Wir haben Vertreter dieser Gattung wie auch Bakteriastrum in **1**, 175 ff. abgebildet, und nennen hier nur Chaetoceras sociale (Fig. 716). Durch Verkettung der Hörner (**1**, 176) wird der ganzen Genossenschaft die Lage im Wasser recht genau vorgeschrieben, es wirken die Hörner der Einzelzellen, diese selber

und auch die Verkettung der ersten. Chaetoceras secundum (Fig. 710, *6*) wirkt durch seine alleits ausstrahlenden Borsten und außerdem durch die schraubige Einrollung des ganzen Fadensystems.

Die Zellen von Stephanodiscus haben die Trommelform der Antelminellien usw., aber (Fig. 717) von der Trommel strahlen nach allen Richtungen Haarfortsätze aus, welche das Ganze zu einem Fallschirm gestalten, wie SCHROEDER betonte.

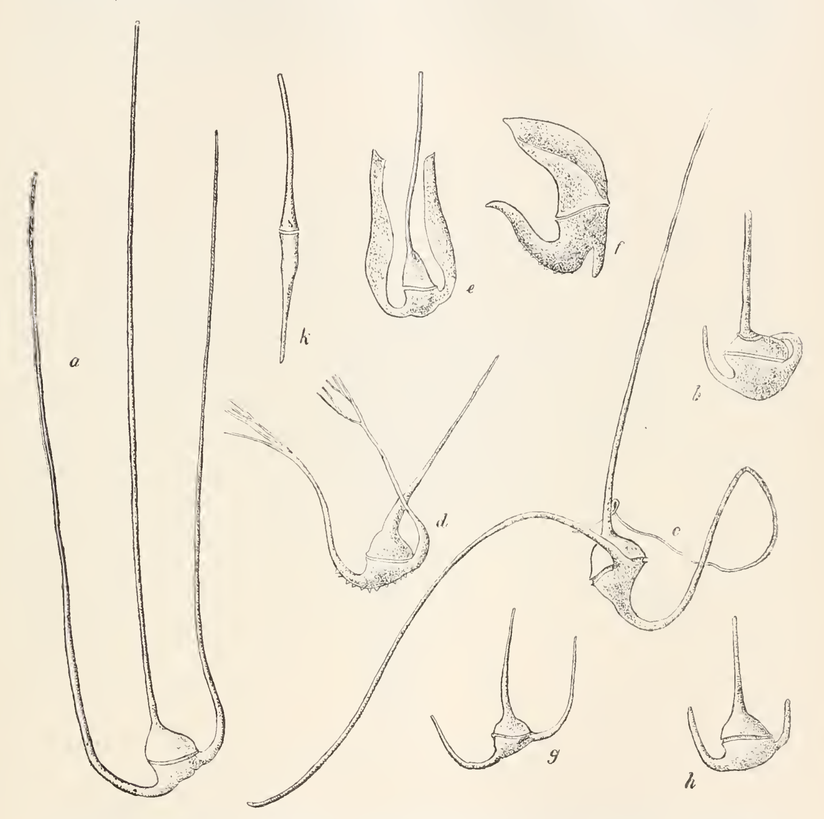



Fig. 714 n. SCHÜTT bzw. SCHIMPER. Planktontypen aus der Gattung *Ceratium*. *a—f* Warmwasserformen. *g—h* Kaltwasserformen.

Die Gallertborsten der Thalassiosira wirken gewiß ähnlich (Fig. 712). Ein geradezu klassisches Gebilde aber ist Corethron Valdiviae (Fig. 718). Die im Wasser aufrecht stehende Büchse trägt am Ober- und Unterende ganz besonders geformte Fortsätze, denen in ihrer Differenzierung wohl noch besondere Funktionen zugewiesen sind. Einzelheiten (**1**, 185). Ein Seitenstück dazu ist die Peridinee Amphisolenia (Fig. 718, *2*) wohl mit das Abenteuerlichste, was man sich denken kann. Der sonst halbwegs isodia-

metrische Zellkörper ist hier gewaltig in die Länge gestreckt und trägt oben nur einen kleinen Kragen.

Denken wir uns Stephanodiscus oder Corethron in der Längsachse zusammengedrückt, so kommen wir zu Scheiben. Unbewehrt würden diese vielleicht ebenso rasch absinken wie ein Doppelsoldo, welchen man ins Wasser wirft. Wohlweislich wickelt man ihn in Papier, damit ihn die Capreser Buben erhaschen können. So macht es nach PETERSEN auch Pediastrum (Fig. 719, *3*) und Scenedesmus (Fig. 719, *2*); von allen Ecken und Kanten strahlen Gallertborsten aus, welche die Reibung angemessen

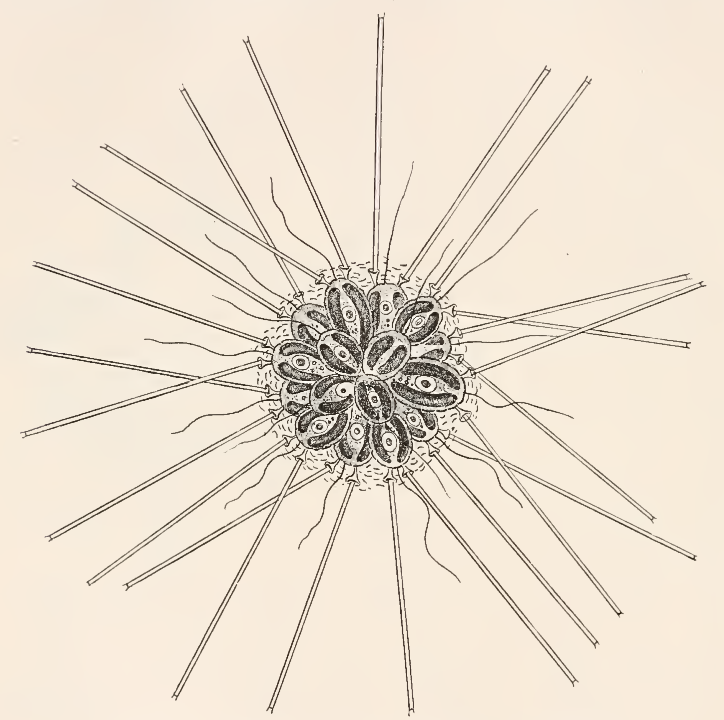


Fig. 715. *Chrysosphaerella longispina* Lauterb. n. LAUTERBORN.

vermehren; nicht anders wirken die festen Strahlen, welche Golenkinia (Fig. 717) von den peripheren Zellen seiner durchbrochenen Scheibe entsendet. Und diese Durchbrechungen sind ja das Kennzeichen nicht bloß der Pediastren und Golenkinien, sondern auch der Gonien, Platydorinen usw. (1, 221). Sie müssen also wohl eine Bedeutung haben. Ich sehe diese in dem Widerstand, welchen das Wasser beim Durchtritt durch die Öffnungen genau so wie bei den Hohlkugeln des Coelastrum findet (Fig. 713).

Die Stäbchen der Asterionella gracillima Hub. sind zu 6—10 an ihrem etwas verdickten Ende durch Gallertfüße zu sternförmigen Gebilden vereinigt (Fig. 719, *1*), das beschrieb schon SCHROETER. VOIGT aber zeigte,

daß sich zwischen den radiär gestellten Frusteln Gallerthäutchen wie ein Schirmbezug ausspannen. Die Gallerte läßt in der Schirmmitte eine Öffnung, sie ist von derberen Fäden durchzogen, welche die Stäbchen in tangentialer Richtung verbinden. Auch bei den Zickzackketten der Tabellaria fenestrata spannt sich nach SCHRÖDER eine Gallerthaut in den Winkeln zwischen den Einzelzellen aus. Von hier ist der Weg nicht weit zu der schönen Gossleriella tropica und zur Planktoniella Sol. (Fig. 720). Eine flache „Münze" trägt einen Strahlenrand, der ganz verschiedene Entstehung hat, wie wir in **1**, 187 schilderten; aber es läuft doch darauf hinaus, die scheibenförmige Zelle durch den Flügelrand bevorzugt schwebefähig zu machen.



Fig. 716. *Chaetoceras sociale* n. MANGIN.

Wieder anders gebaut ist der Rand der Coccolithophoride Scyphosphaera. Hier sind nach LOHMANN die Coccolithen im Äquator der Zelle zu offenen Bechern erweitert (Fig. 720, *3*), die natürlich dasselbe leisten wie die Strahlen der Planktoniella.

Alle jene hellen Ränder sind Fallschirme. Solche Bildungen sind am ausgeprägtesten bei gewissen Peridineen. Hier liegen sie auch „richtig", d. h. der fallende Körper befindet sich unterhalb der Schirmfläche, der Schwerpunkt liegt also anders als bei den einfachen Scheiben mit Rand. Ornithocercus (Fig. 721) hat am Oberende seiner Zellen (vgl. **1**, 54) einen doppelten Flügelrand, der an den Gürtel nach Vorschrift ansetzt. In vielen Fällen (Fig. 721) gewaltig entwickelt, hat er in der raffiniertesten Weise

„Streben“, welche die dünnen zwischen diesen liegenden Flächen spannen. Das geht also noch über Planktoniella u. a. hinaus. Dazu kommt noch eine in der Längsrichtung der Zelle ausgespannte Haut, welche zu der Längsfurche (**1**, 55) in Beziehung steht. Auch sie ist mannigfach ausgesteift (Fig. 721) und mag wie ein Kiel oder ein Schwert des Schiffes dazu dienen, das Ganze in der richtigen Lage zu halten. Die Coccolithophoridae hat der Ruhm der Peridineen nicht schlafen lassen, in Michelsarsia haben

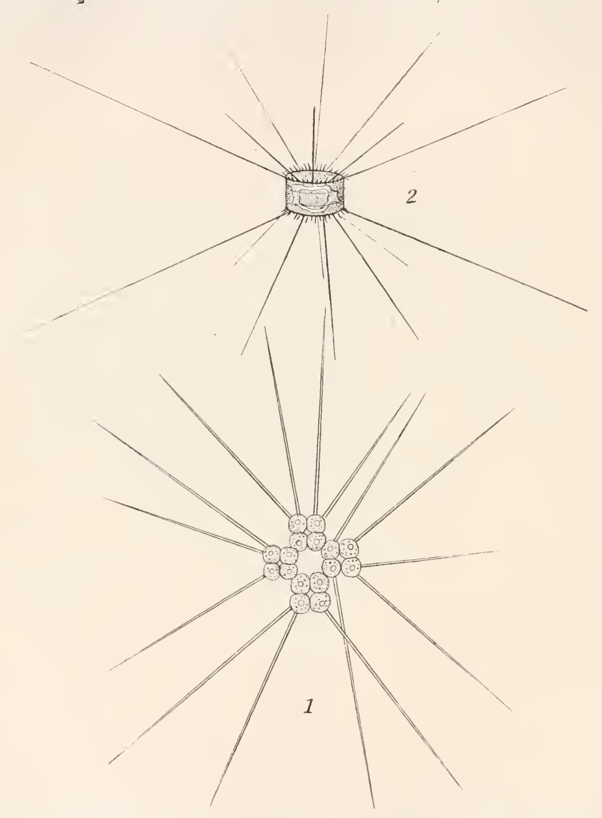



Fig. 717 n. SCHROEDER. *1 Golenkinia fenestrata* Schroed. *2 Stephanodiscus Hantschianus* Grun.

sie Seitenstücke zu Ornithocercus u. a. geschaffen, deren Bau aus Fig. 721, *2*, *3* unschwer zu erkennen ist. LOHMANN hat sie genauer beschrieben.

Diese scharf ausgeprägten Einrichtungen, wohl die schönsten, welche bei Planktonorganismen vorkommen, sind in schwächerem Maße schon bei anderen Peridineen und Coccolithophorideen (**1**, 54) vorhanden, nur bei relativ wenigen aber haben sie sich zu solcher Vollkommenheit entwickelt. Freilich dürften auch Nachteile damit verbunden sein, denn ob es bei einem Ornithocercus mit der aktiven Beweglichkeit besonders gut bestellt sei, mag

billig bezweifelt werden. Man mag sie vergleichen mit einem schweren Kahn, der einen schwachen Hilfsmotor führt. Immerhin dürfte eine aktive Bewegung zumal in der Richtung des Schwertfortsatzes möglich sein.

Wir haben hier offenbar eine analoge Einrichtung, darauf weist SCHÜTT hin, wie bei manchen Vögeln, bei welchen die Fähigkeit zu fliegen reduziert ist zugunsten anderer Bewegungsformen.

Das Plankton des Süßwassers von dem des Seewassers getrennt zu behandeln, schien durchaus überflüssig, denn die Anpassungen sind trotz der verschiedenen Konzentration beider Medien durchaus übereinstimmend; und wenn uns verschiedene Formen vorliegen, sind wir nicht imstande, a priori zu sagen, ob der betreffende Organismus an das Treiben im Meer oder in Landseen usw. angepaßt ist.

---

Ganz allgemein kann man feststellen, daß die Schwebevorrichtungen in den **wärmeren Meeren** sehr viel stärker entwickelt sind als in den kälteren. Das geht so weit, daß dieselbe Art in einem Gebiet in einer anderen Form auftritt, als in den anderen. Am bekanntesten sind die nach KARSTEN wiedergegebenen Figuren. Nach diesen hat Ceratium reticulatum im östlichen Atlantischen Ozean verhältnismäßig kurze Hörner. Im Indischen Ozean sind dieselben aber außerordentlich entwickelt und spiralförmig eingerollt, wie Fig. 722 das anzeigt. Andere Ceratien verhalten sich ähnlich, und besonders auffallend ist noch Ceratium palmatum. Die fingerähnlichen Fortsätze sind im Atlantik verhältnismäßig kurz, im Indik verhältnismäßig lang. Planktoniella Sol. hat im Indischen Ozean einen breiteren Schweberand als im Atlantischen. Die Unterschiede beziehen sich aber auch auf verschiedene Arten. SCHÜTT und SCHROEDER haben schon früher darauf hingewiesen, daß das Warmwassergebiet andere Formen besitze als die Kaltwasserregionen. Die letzteren haben eine mehr einförmige, die anderen eine polymicte Flora, und die Formen in diesen erscheinen fast abenteuerlich. SCHÜTT zeichnete dann eine ganze Anzahl von Ceratien-Arten, denen man beinahe ansieht, woher sie stammen (Fig. 714). Diejenigen mit langen Hörnern oder mit großen Schwebeflächen gehören den wärmeren Meeren an, andere mit kurzen Hörnern den kälteren. Bei den von KARSTEN erwähnten Formen handelt es sich wohl um eine individuelle Anpassung,

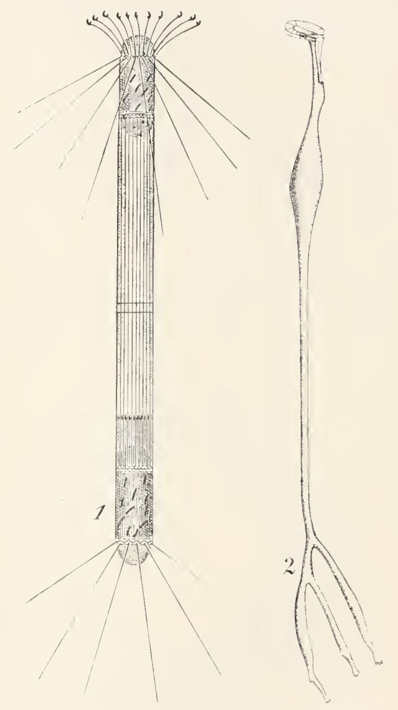



Fig. 718. *1 Corethron Valdiviae* n. KARSTEN. *2 Amphisolenia Thrinax* n. SCHÜTT.

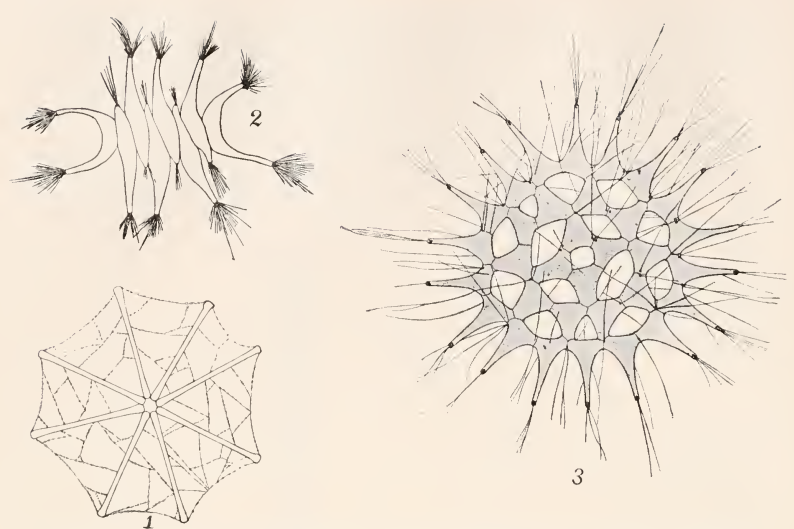



Fig. 719. *1 Asterionella gracillima* Heib. n. VOIGT. *2 Scenedesmus acuminatus* n. PETERSEN. *3 Pediastrum simplex* n. demselben.

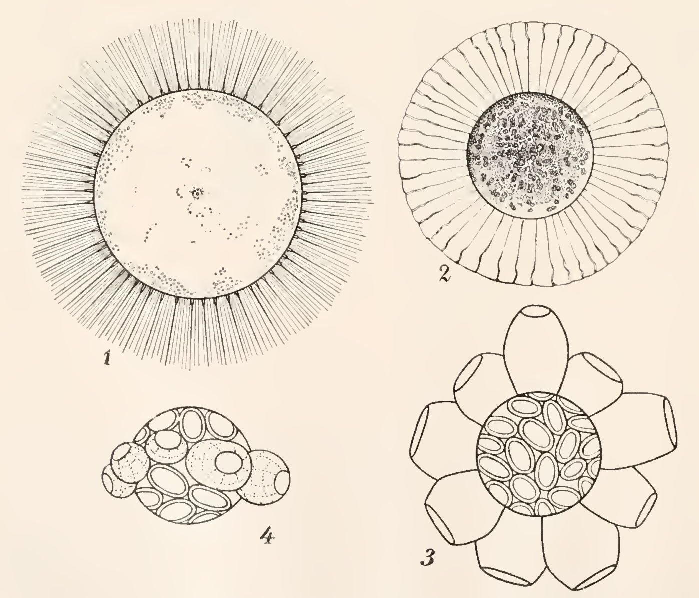



Fig. 720 n. SCHÜTT u. LOHMANN. *1 Gossleriella tropica. 2 Planktoniella* Sol. *3 Scyphosphaera Apsteini* von oben. *4* dies. von der Seite.

welche je nach Veränderung der Umgebung abgeändert werden kann. Bei den von Schütt und anderen erwähnten Gebilden aber liegt sicher eine dauernde Umgestaltung der Form vor. Wodurch dieselbe verursacht wird,

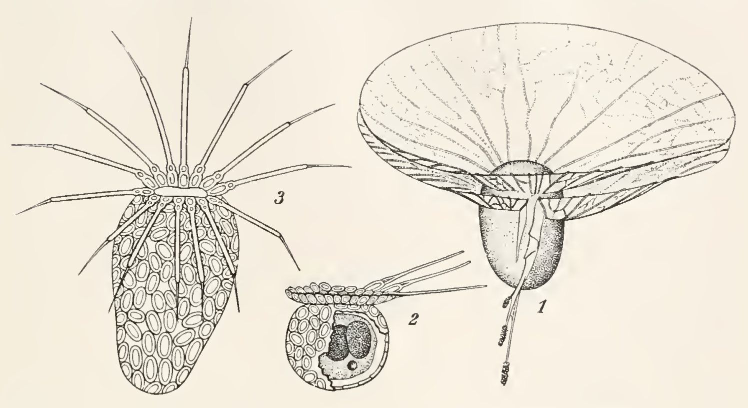



Fig. 721 n. Schütt u. Lohmann. *1 Ornithocercus splendens*, Ventralseite. *2 Michelsarsia asymmetrica. 3 Michelsarsia splendens.*

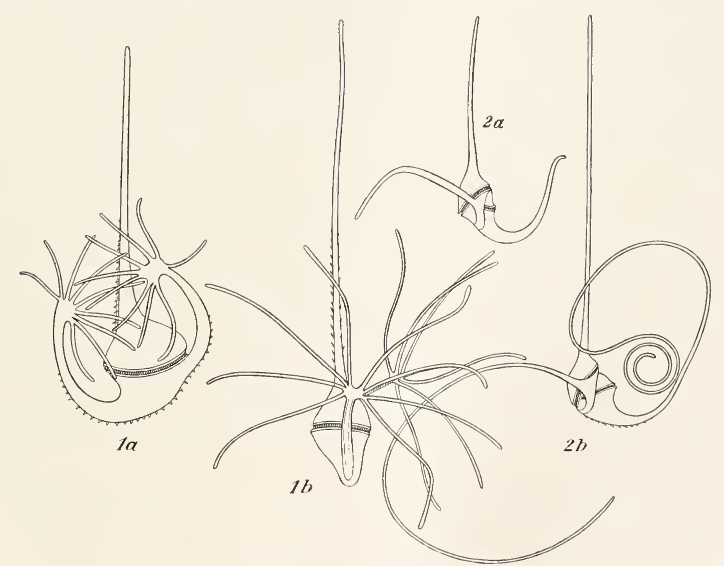



Fig. 722. *1 Ceratium palmatum. 2 C. reticulatum. a* Atlantisch. *b* Indisch.

steht dahin. Karsten glaubt, daß nur die Dichtigkeit des Wassers verantwortlich zu machen sei. Im Atlantischen Ozean bestimmte man dieselbe zu 1,022, im Indischen zu 1,023. Ob damit alles erklärt sei, steht dahin.

## 3. Der Salzgehalt.

### a) Die Verteilung des Salzes.

Was wir als Wasser schlechthin bezeichnen, ist, wie jedermann weiß und wie z. B. aus Roths Geologie, aus Wanklyn u. a. zu entnehmen, ein sehr dehnbarer Begriff, weil man es stets und immer zu tun hat mit mehr oder weniger konzentrierten Lösungen anorganischer Salze. Organische Verbindungen kommen vorläufig kaum in Frage, mögen aber schon in stagnierenden Sümpfen, Torfwässern usw. gelegentlich eine Rolle spielen.

Soweit Nährsalze als solche gegeben sind, ist unser Thema schon in Abschnitt IV behandelt worden, hier fassen wir die Frage ins Auge: Wie weit und inwiefern bestimmt der Unterschied zwischen Süß-, Brack- und Salzwasser die Verbreitung der Wassergewächse.

Über den Salzgehalt der Meere liegen zahlreiche Bestimmungen vor, alle Meeresexpeditionen haben solche vorgenommen. Ich verweise hier nur auf die S. 243 erwähnten Forscher, ferner auf Krümmel, Knudsen und Ostenfeld, Wandel und Ostfenfeld, Hjort und Gran, wie auf Gran allein und auf Drechsel. Dieselben sind zur Orientierung mehr als genügend.

Der Salzgehalt der Hochsee ist annähernd konstant. Das Mittelmeer, das Rote Meer, wohl auch andere warme Meeresabschnitte enthalten etwa 40‰ Salz, gelegentlich ein wenig mehr. In den Ozeanen fern vom Lande wurden meistens 35‰ gefunden, mochte man an der Oberfläche oder in den Tiefen schöpfen. Das alles aber gilt nur ganz allgemein, an jeder Stelle, an welcher geprüft wurde, ergaben sich Abweichungen. Diese sind vielfach gering, aber sie reichen aus, um ganz bestimmte Wässer zu kennzeichnen.

Nordische Forscher konnten, wie schon auf S. 233 betont, im Skagerack bzw. in der angrenzenden Nordsee vier Wasserschichten unterscheiden, nämlich:

1. Baltisches Wasser mit 10—30‰ Salz
2. Bankwasser „ 30—34‰ „
3. arktisches Wasser „ 34—35‰ „
4. atlant. Wasser „ 35—36‰ „

Aus verschiedenen Regionen strömen die Massen in jene Gebiete, eine Mischung unterbleibt weitgehend und so lassen sich die Wässer verschiedener Herkunft an ihrem Salzgehalt erkennen.

Das Bankwasser ist leichter als die unter ihm liegenden Schichten, es entstammt den Küsten und steht schon unter dem Einfluß von Süßwasser, welches aus den Flüssen und Bächen eintritt.

Das ist noch viel mehr bezüglich des baltischen Wassers der Fall; über dieses soll etwas ausführlicher gesprochen werden, weil die Ostsee als Paradigma für salzärmere, verdünnte Meeresabschnitte besonders gut untersucht ist.

Über die Meeresabschnitte, welche zwischen der Ostsee bei Haparanda und der Nordsee liegen, belehren uns Ackermann, H. A. Meyer, Svedelius, Cleve, Ekman und Petterson, die Berichte der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung deutscher Meere, die Mémoires sur les travaux du Conseil permanent international pour l'exploration de la mer, usw.

Große Ströme führen der Ostsee gewaltige Mengen von Süßwasser zu, deshalb finden wir im finnischen Meerbusen bei Haparanda kaum 1,5‰ Salz, bei Danzig 7,4‰, bei Rügen 6—7‰, im Sund oder in den Belten 15—17‰. Damit nicht genug, Wasser von geringerem Salzgehalt läßt

sich noch im Kattegat wie auch im Skagerack erkennen, für welches wir bereits oben den Wert von 10—30‰ angaben. Die gefundenen Zahlen weisen mit großer Schärfe auf einen Strom relativ leichten Wassers hin, welcher sich aus der inneren Ostsee durch Sund und Belte bis in die Nordsee ergießt. Dieser liegt natürlich an der Oberfläche.

Die Schichtdicke des baltischen Wassers wechselt je nach Umständen, z. B. nach Sommer und Winter, wenn der Zustrom aus Oder und Weichsel verschieden ausfällt; deshalb kann zu gewissen Zeiten fern von den Mündungen die Schichtdicke desselben auf ein Minimum reduziert werden.

Dem Ausstrom aus der Ostsee steht natürlich ein Einstrom gegenüber. Von der Nordsee her ergießt sich eine schwerere Wassermasse durch Skagerack, Kattegat und die engen dänischen Meeresstraßen in die erstere. Im Sund oder im großen Belt kann man durch Schwimmer die entgegengesetzten Strömungen direkt sichtbar machen. So muß auch in der Ostsee eine leichtere Ober- eine schwerere Unterschicht vorhanden sein. Z. B. wurden zwischen Arkona und der schwedischen Südküste an der Oberfläche etwa 7,5‰ Salz gefunden, bei 20 m 9‰, bei 40 m 13‰. Nirgends sind die Schichten in Ruhe; Prüfungen zu verschiedenen Jahreszeiten ergeben wechselnde Werte. Das Wasser kann zeitweilig ruhen, zeitweilig erneuert werden, davon sprachen wir schon oben (S. 246) und erwähnten auch den Wasserwechsel in muldenförmigen Vertiefungen.

Natürlich gibt es auf der ganzen Welt ähnliche, bald große, bald kleine Unterschiede im Salzgehalt, welche ebenfalls verschiedenartigen Strömungen ihr Dasein verdanken. Wie in der Ostsee werden die Dinge dort am auffälligsten, wo große Meeresabschnitte nur durch enge Straßen miteinander kommunizieren. Man denke an das Mittelmeer mit der Straße von Gibraltar oder das Schwarze Meer mit dem Bosporus.

Die Fjorde des Nordens, zumal diejenigen, welche durch Barren an ihrem Ausgange gekennzeichnet sind (vgl. S. 247) bieten in gewissem Sinne analoge Verhältnisse.

Das Wasser der Ostsee bei Haparanda ist kein richtiges Meerwasser mehr, es gehört bereits zu den Brackwässern, die besonders an den Mündungen von Flüssen, in den Haffs usw., sich reichlich und in der verschiedenartigsten Zusammensetzung vorfinden, je nachdem man es mit größeren, kleineren oder kleinsten Wasserbehältern usw. zu tun hat. Immer liegen Gemenge von Süß- und Seewasser vor, die nicht bloß die chemischen Komponenten beider, sondern meist auch noch vielfache Verunreinigungen enthalten.

Vom Brackwasser führen uns alle Übergänge hinüber zu demjenigen der Bäche, Flüsse und Ströme, der Gräben, Kanäle und Altwässer, der Tümpel, Lachen, Pfützen, Hanf- und Torflöcher, der großen und kleinen Seen im Gebirge und in der Ebene. Ich hebe alle diese hervor, um darauf hinzuweisen, daß wir es zwar überall mit Süßwasser zu tun haben, aber doch mit Lösungen, die eminent verschieden sein müssen, je nach Gesteins- und Erdarten, welche das Wasser umgeben resp. dasselbe liefern.

## b) Die Einstellung auf den Salzgehalt.

### *α*) **Das Salzbedürfnis.**

Den beiden „Wassertypen“ entsprechend unterscheiden wir naturgemäß, zwei große biologische Gruppen: die Süßwasser- und die Meeresalgen. Die ersten werden repräsentiert hauptsächlich durch grüne, die

letzteren in erster Linie durch braune und rote Formen. Seen, Teiche und Flüsse beherbergen, wie man weiß, eine nennenswerte Zahl von phanerogamen Wassergewächsen aus den verschiedensten Gruppen, diese, nicht die Algen, bestimmen den Charakter der Süßwasservegetation, und nur gelegentlich finden sich stark in die Augen springende Rasen von Cladophoren, Watten von Spirogyren usw., oder auch reichlich entwickelte Enteromorphen, welche die Wasserfläche bedecken. Das meiste verkriecht sich unter den Phanerogamen. Das ist in der See anders. Abgesehen von unterseeischen Seegraswiesen im Norden, Posidonia- usw. -Beständen im Süden, abgesehen von Cymadocea, Halophila u. a. in den Tropen, kommen Phanerogamen im richtigen Seewasser nicht vor, hier dominieren weitaus braune oder rote Algen, und namentlich riesenhafte Exemplare der ersteren (Laminarien, Lessonien, Macrocystis usw.) bilden häufig ausgedehnte Bestände, den Charakter der unterseeischen Landschaft in arktischen und antarktischen Regionen bestimmend.

Fast selbstverständlich ist, wie schon angedeutet, daß die Scheidung der Chlorophyceen als Süßwasseralgen, der Phaeo- nnd Rhodophyceen als Meeresalgen, keine absolute sein kann. Grüne Algen sind in der See so zahlreich, daß Beispiele kaum angeführt zu werden brauchen, ich verweise nur darauf, daß speziell in den Siphoneen eine große Gruppe gegeben ist, deren Vertreter ganz bevorzugt dem Meere angehören.

Die Diatomeen haben im Süßwasser nach oberflächlicher Schätzung ungefähr ebensoviele Gattungen oder Arten wie in der See. Es ist ziemlich deutlich, daß die Pennatae Bäche, Tümpel, Landseen usw. bevorzugen, während die Centricae in erster Linie an die Hochsee angepaßt sind. Diese Regel erleidet viele Ausnahmen und vielleicht ist es besser zu sagen, daß gewisse Gattungen in der See, andere im Süßwasser leben. Wir kommen auf die Sache noch zurück.

Zunächst stellen wir fest, daß man zwischen Süßwasser- und Meeresalgen keinen scharfen Strich ziehen kann. Überblicken wir alle bekannten Daten, so gibt es ein Minimum, Optimum und Maximum des Salzgehaltes für jede Algenspezies. Man kann ganz zweckmäßig stenohalin jene Formen nennen, bei welchen Minimum und Maximum dem Optimum sehr nahe rücken, während als euryhalin Arten zu bezeichnen wären, bei welchen die Kardinalpunkte weit auseinander rücken. Möbius führte diese Bezeichnung für Tiere ein, indem er darauf hinwies, daß den ersten ein enges, den zweiten ein weites Verbreitungsgebiet zukomme.

Man kann aber auch in Anlehnung an einen bekannten Sprachgebrauch von obligaten und falkultativen Meeresalgen resp. von obligaten und fakultativen Süßwasserpflanzen reden.

Kulturen bestätigen unsere Auffassung. Richter ließ die Süßwasser-Diatomeen Nitschia palea und Navicula minuscula auf geeigneter Unterlage wachsen und setzte NaCl hinzu. 15‰ dieses Salzes wurden noch ertragen, 20‰ dagegen nicht mehr. Die Erfolge wurden durch langsame Gewöhnung nicht verändert. Die Meeres-Diatomee Nitschia putrida wuchs bei 20‰ Kochsalz sehr gut, bei 30—60‰ weniger, bei 70—100‰ versagte sie; ebenso gedieh sie bei weniger als 20‰ minder gut. Demnach liegt das Optimum für diese Form bei 20‰, das Minimum fand Richter bei 10‰, das Maximum mag mit 50‰ angesetzt werden. Eine Protococcoidee aus dem Meere zog Richter bei 10—60‰ Salz, ohne Unterschiede im Wachstum wahrzunehmen. Sie wäre euryhalin, die Diatomeen dagegen stenohalin.

Was wir sagten, gilt zunächst für das Gesamtwachstum, für die ganzen Lebensmöglichkeiten usw. Will man die Frage weiter ergründen, muß man die einzelnen Lebensäußerungen unserer Organismen herausschälen. Damit hat KNIEP den Anfang gemacht. Nach ihm sind bei Fucus die Grenzwerte für die Keimung der Zygoten andere als für die Befruchtung. Das Optimum der Keimung liegt bei einem Salzgehalt von 23 bis 35‰; das Minimum etwa bei 5‰. So Fucus vesiculosus, Fucus serratus keimte erst bei 8‰ einigermaßen gut. Alle diese Zygoten stammten aus Versuchen, in welchen die Befruchtung in einem 30‰ Seewasser vollzogen war.

War diese in verdünnteren Lösungen vor sich gegangen, so waren die Keimprozente geringer. Die Spermatozoiden sind nur in Salzwasser über 12‰ wirklich gut beweglich, in 6‰ erlischt alles, bei Fucus spiralis ist sogar unter 8‰ von Bewegung nichts mehr zu sehen. Die Oogonien werden in niederen Konzentrationen nicht normal entleert. Die Eier von Fucus vesiculosus werden bei 8‰, die von Fucus spiralis bei 11‰ Salz getötet. Auch wenig salzreichere Lösungen wirken nicht gerade übermäßig fördernd. So gehen die Keimungen der Vesiculosus-Zygoten wirklich glatt erst bei 10‰ und mehr vor sich.

Alles das muß wesentlich in Frage kommen, wenn es sich um die Besiedelung von Orten handelt, an welchen der Salzgehalt um das für Keimung usw. gefundene Minimum schwankt. Jene kann wohl nur in der Zeit erfolgen, in welcher eine supraminimale Salzmenge gegeben ist.

Hat einmal die Pflanze Fuß gefaßt und ist sie mehr oder weniger weit herangewachsen, dann übersteht sie auch Konzentrationen, welche vom Minimum oder Maximum abweichen. So sah ich Fucus vesiculosus noch bei 2,5‰ Salz austreiben, und es besteht kein Zweifel, daß die Algen der Brackwässer noch an Orten leben, wo der Salzgehalt von den Kardinalpunkten abweicht. Häufig durchlaufen solche Arten nicht mehr den ganzen Entwicklungszyklus; sie verzichten vor allem gern auf die Bildung von Fortpflanzungsorganen. KNIEP sah z. B. den Fucus vesiculosus im Mofjord (Bergen) bei 2 m Tiefe. Hier ist der Salzgehalt im Sommer zu schwach, um Konzeptakeln entstehen zu lassen, erst im Winter kommt konzentrierteres Wasser an die Algen, und dann beginnt die Fortpflanzung — zugleich eine Illustration zu dem, was wir auf S. 65 über die Brackwasserformen sagten [GAIL].

Allgemein zeigt sich, daß die Fortpflanzung von anderen Faktoren abhängt als das rein vegetative Leben, das sich stets an eine abweichende Umwelt leichter anpaßt, als die Geschlechtsorgane. Zudem reagieren Jugendzustände anders als ausgewachsene Pflanzen.

Hierüber finden sich Angaben in allen Werken, welche salzarme Meere oder Abschnitte davon behandeln. Ich erwähne REINKE, SVEDELIUS, KROK, GOBI, OLTMANNS, SJÖSTEDT für die Ostsee; GOMONT, COMÉRE, VAN HEURCK u. a. für die französischen und belgischen Küsten; COTTON für Irland; die auf S. 334 genannten Forscher für die nordischen Meere; JOHNSON und YORK, wie DAVIS für Nordamerika.

Freilich haben wir schon auf S. 67 davor gewarnt, alles was im Brackwasser passiert auf den Salzgehalt zu schieben. Wenn es nicht so übel klänge, möchte ich wohl sagen, daß der beigemengte Dreck gewiß eine Rolle spielt.

Welche Konzentration im einzelnen Fall als Minimum, Optimum und Maximum zu gelten habe, ist nur in wenigen Fällen experimentell erprobt (s. oben); doch geben Floren und andere Werke einige Anhalts-

punkte. Natürlich können wir die übliche Stufenleiter von den Süßwasserpflanzen bis zu den extremsten Salzalgen aufstellen.

Da wir unten die Verteilung der Arten auf die verschiedenen Salzgebiete behandeln wollen, aus welcher sich von selber gewisse Zahlenwerte ergeben, führen wir hier nur einiges zur Orientierung an.

Redeke gibt für die großen und kleinen brackischen Gewässer Hollands Coscinodiscus-, Thalassiosira- und Chaetoceras-Arten an, welche eben nur in jenen schwachen Salzlösungen leben, ja er findet, daß z. B. Coscinodiscus Rothii in Brackwasser von geringem, Coscinodiscus biconicus in solchem von mittlerem und Coscinodiscus Grani in höherem Salzgehalt vorkomme und auf diesen beschränkt sei. So scheinen alle diese Formen heute ebenso auf einen gewissen Salzgehalt abgestimmt zu sein, wie Rhizosolenia longiseta, welche kaum jemals aus dem Süßwasser heraus, nicht einmal in schwach brackisches Wasser geht.

Nach Gomont (s. unten) sind Gigartina, Ceramium, Porphyra, Ulva Cladophora, Enteromorpha sukzessive unempfindlicher gegen die Salzabnahme. Fucus, Polysiphonia und die Ectocarpeen gedeihen in den äußersten Winkeln der Ostsee noch bei 30‰ Salz, vielleicht bei noch weniger. Porters Streblonema fluviatile ist fast zu einer Süßwasseralge geworden. Gobia baltica lebt nur in der Ostsee. Die Süßwasserphanerogamen ertragen bis zu 10‰ Salz, Spirogyren mögen sich noch in 3‰ zurecht finden. Lemmermann weist auf Angaben in der Literatur und eigene Untersuchungen hin, wonach Diatomeen aus Brackwassergebieten in die Ostsee hinausgetrieben werden, dann aber zugrunde gehen. Es handelt sich um die Gebiete bei Greifswald, in welchen der Salzgehalt kaum über 7‰ hinausgeht.

Die Hauptmasse der Meeresalgen lebt natürlich in einer Lösung von 30—40‰ Salz, und unter diesen Satz können viele von ihnen nicht heruntergehen, z. B. ist Halosphaera viridis ausgeprägt stenohalin, sie verschmäht (Ostenfeld) alle Meere, welche weniger als 33‰ Salz haben. Auch die Laminarien sind empfindlich gegen einen geringen Salzgehalt. Rigg sagt, daß Nereocystis nur in normalem Seewasser gedeihe; Hurd freilich macht etwas abweichende Angaben.

Artari fand Asteromonas in Salzkanälen und Salzseen vor Astrachan bzw. in der Krim bei 100—200‰ Salz, Chlamydomonas Dunalii vertrug 200—250‰, und Dunaliella, die Teodoresco beschrieb (**1**, 203), wird ähnlich leben. Wie hoch der Salzgehalt an anderen Orten ähnlicher Art ist, kann ich nicht angeben. Es gibt nämlich nicht wenige Angaben über grüne Organismen (Chlamydomonas usw.) aus den Salzseen und Salinen Nordamerikas, Asiens und Rußlands (s. auch Natterer und Cohn). O. Müller beschreibt Diatomeen von ähnlichen Standorten.

Diese Organismen sind an die hohen Konzentrationen so angepaßt, daß sie bei Überführung in Wasser oder verdünnte Lösungen platzen (Spargo).

Das Gesagte bestätigt unsere Auffassung, wonach es generelle Grenzen für den Salzgehalt nicht gibt. Gewisse Arten vertragen kaum 2—3‰ und gehen in höheren Konzentrationen zugrunde, andere verlangen gerade diese und halten nicht aus, wenn die Masse der gelösten Körper unter 30‰ sinkt, noch andere sind auf 100—200‰ angewiesen.

Im Vorhergehenden handelte es sich um dauernden Aufenthalt und Wachstum in den Salzlösungen. Eine Unzahl von Versuchen aber liegt vor, Algen vorübergehend abweichenden Konzentrationen auszusetzen. Ich erwähne davon einiges.

In Kulturen wurden besonders grüne Algen, die ja relativ unempfindlich sind, oft in recht konzentrierten Salzlösungen beobachtet. STANGE zog Chlamydomonas marina in einer 230‰ haltenden Sohle und Pleurococcus spec. in 120‰ Salpeterlösung. WYPLEL gelang mit Pleurococcus ähnliches, während sich ihm Spirogyren und Vaucherien empfindlicher erwiesen. A. RICHTER glückte es, verschiedene grüne Süßwasserformen in mehr oder weniger konzentrierter Salzlösung zu erziehen, in den Versuchen von FAMINTZIN, KLEBS u. a. gelangten auch vielfach mit Erfolg konzentrierte Lösungen verschiedener Salze auf mannigfache Grünalgen zur Einwirkung.

KUFFERATHS Chlorella ertrug noch 100‰ $KNO_3$ oder 50‰ NaCl; doch war die Entwicklung auch bei schwächeren Konzentrationen geringer als in den salzfreien Lösungen. COMÈRE hielt Spirogyra crassa eine Zeitlang bei 12—15‰, Oedogonium capillare bei 35—45‰, Conferva bombycina bei 55—65‰ NaCl usw. Angaben ähnlicher Art kehren in vielen Arbeiten wieder, welche die Physiologie der Algen behandeln (CHODAT, ADJAROFF, GERNECK, ANDREESEN u. a.). TECHET fand für marine Diatomeen einen Salzgehalt von 130‰ zu hoch, 85‰ wurden ertragen.

Lehrreich sind die Versuche von DREWS: Enteromorpha, Ulva, Chaetomorpha in höheren Konzentrationen zu erziehen, gelang unschwer, mit Florideen dagegen glückten die Versuche nicht oder nur in geringem Umfange. Wenn daran auch zum Teil die Versuchsanordnung und die allgemeine „Empfindlichkeit" der Florideen schuld sein mag, so stimmen diese Erfahrungen doch auch wieder mit dem überein, was man im Freien beobachtet.

Aus den Versuchen von RICHTER und DREWS ergibt sich aber noch weiter, daß die Algen jene hohen Konzentrationen keineswegs dauernd ertragen. Enteromorpha vertrug 130‰ Salz, gedieh aber dauernd nur in 75‰, Ulva vertrug 100‰, wuchs in 65‰ usw. Das scheint mir Erwähnung zu verdienen, weil an der unteren Grenze zulässiger Konzentration sich gleiches abspielt. MIEHE sah Ulva Lactuca 4 Wochen in KNOPscher Lösung sich üppig entwickeln.

Das von PORTER studierte Brackwassergebiet bei Warnemünde hat im Sommer etwa 5‰ Salz, im Winter wird es fast ausgesüßt. Man muß danach annehmen, daß die Algen, welche dort im Sommer gut wachsen, sich im Winter mit dem sehr verdünnten Seewasser behelfen können, ebenso wie die DREWSsche Enteromorpha sich zeitweilig mit hohem Salzgehalt abfindet. Im Ausfluß der Warnow bei Warnemünde, wo bald Brackwasser austritt, bald Seewasser einläuft, und wo bei einem Salzgehalt, der 10‰ niemals übersteigt, meistens aber um 5—6‰ herum liegt, ein Wechsel von 3—4‰ in 6—10 Stunden häufig ist, gedeihen Algen nicht schlecht.

Ganz ähnliches haben andere Forscher bemerkt, z. B. macht NOLL darauf aufmerksam, daß die Bangien der supralitoralen Zone oft tagelang frei an der Luft liegen und während dieser Zeit gelegentlich Regenströme über sich ergehen lassen, ohne Schaden zu nehmen. TECHET freilich sah Nitophyllum punctatum im heftigen Regen absterben.

Auch die nordischen Forscher erzählen von den bei Ebbe oft in strömendem Regen liegenden Fucaceen. Fucus ceranoides wird in den Flußmündungen täglich oft mehrere Stunden von Süßwasser überströmt (COTTON). Ceramium radiculosum erhält im Timavo (SCHILLER) innerhalb 24 Stunden zweimal Süßwasser und zweimal Salzwasser (in diesem Falle wohl brackig). An der amerikanischen Küste sitzen Enteromorpha, Ilea u. a. oft 10 Tage nur im Süßwasser, dann aber — bei Springtide — werden sie zweimal am Tage für einige Stunden mit vollwertigem See-

wasser überspült. Sogar Ascophyllum verträgt das Süßwasser für 2 bis 3 Stunden täglich (Johnson). In jeder Abhandlung taucht jetzt die Mitteilung von Osterhout auf, wonach die an (alten?) Schiffen wachsenden Algen im Gebiet von San Franzisco mit diesen periodisch in Salz- und Süßwasser geführt werden. Derselbe Forscher brachte auch eine Anzahl von Florideen in derart konzentriertes Seewasser, daß sie sich mit Salzkristallen bedeckten; sie blieben monatelang am Leben. Gran berichtet einiges über Diatomeen der Polarmeere. Diese setzen sich häufig in ziemlicher Menge an der Unterseite des jungen Eises fest. Verdickt sich dasselbe, so werden sie von unten her eingeschlossen und überdauern so den langen Winter. Im Frühling taut das Eis auf der Oberseite ab, die Diatomeen liegen nun frei auf demselben oder meist in kleinen Löchern, die fast süßes Wasser enthalten. In diesem leben sie und gelangen erst nach vollendeter Eisschmelze wieder in die See.

Solche Erfahrungen sind natürlich nicht ohne Bedeutung für die Frage nach Wanderung und Verbreitung der Algen.

Osterhout hat geglaubt, von mir und anderen sei die Einstellung auf bestimmte Konzentrationen überschätzt worden. Möglich. Ich muß dem aber doch entgegenhalten, daß bislang in keinem der so extremen Fälle ein wirklich andauerndes Wachstum und eine normale Entwicklung dargetan wurden. Es ist auch nicht zu ersehen, wie weit es sich um steno- oder um euryhaline Formen handelt. In den meisten Fällen waren sicher die letzteren gegeben, und es verträgt auch nicht jede Alge alles. Im Golf von Bakar (Buccari) geht nach Vouk die Algenflora im Winter gewaltig zurück; sie erscheint wie abgestorben. Es sind das Orte, an welchen in der kalten Jahreszeit Süßwasser in großer Menge einströmt. Besonders wichtig aber sind Kylins sorgfältig durchgeführte Versuche. Trailliella erträgt Seewasser mit einer Gefrierpunkts-Erniedrigung von $-3{,}1^{0}$ nicht mehr, Laurencia pinnatifida und Delesseria sanguinea gehen in Lösungen von $-5{,}3^{0}$ schon nach 2 Stunden zugrunde, leben aber auf die Dauer in $-3{,}8^{0}$ nicht mehr. Ceramium rubrum hält keine 24 Stunden in $-5{,}3^{0}$ aus, Laminarien, Fucaceen, Enteromorphen gehen auch dauernd in $-6{,}9^{0}$ nicht zugrunde.

Am Standort kommt es nicht allein auf die Konzentration des Mediums an, sondern auch auf die Zeit, innerhalb welcher diese wechselt.

Die Algen, welche zeitweilig vom Regenwasser überschüttet werden, um dann im Seewasser unterzutauchen, können sich offenbar ebenso rasch umstellen, wie die Pflanzen an den Flußmündungen; und so sollte man glauben, daß die letzteren nicht arm an Algen sein müßten. Die Dinge sind aber wohl recht verwickelt.

Ich hatte gezeigt, daß Brackwasserformen an Orten mit starker Strömung bei Warnemünde auch dann fehlen, wenn sie in ruhigem, aber salzärmerem Wasser gedeihen. Ich schob das auf den zu raschen Wechsel im Salzgehalt, der täglich mehrmals einsetzt. Allein Versuche Porters mit Fucus vesiculosus, der den ausgeprägten Strömungsgebieten der Warnow bei Warnemünde fehlt, zeigten, daß ein täglich recht erheblicher Konzentrationswechsel das Wachstum nicht wesentlich hemmt, und deshalb kann ich in den stürmischen Konzentrationsänderungen nicht mehr in dem Umfange wie früher den Grund für das Fehlen von Algen an den gekennzeichneten Orten sehen. Es muß etwas anderes noch hinzukommen. Dies andere aber kenne ich nicht hinreichend. Unsauberkeiten usw., welche durch die Strömung herbeigeführt werden, mangelhafte Beschaffenheit des Bodens, Fäulnisprozesse usw. genügen auch nicht, um uns über die

Schwierigkeiten hinwegzuhelfen; sie dürften aber zu den in Frage kommenden Nebenumständen hinzuzurechnen sein. Daß diese einen Einfluß ausüben, geht daraus hervor, daß sich z. B. Polysiphonia nigrescens in einem Brackwasser von 0,4% kultivieren ließ, in welchem sie normalerweise im Freien nicht mehr gedeiht.

Das gilt nun freilich nicht allgemein; denn tatsächlich zeigt sich bei Polysiphonia nigrescens eine Verlangsamung des Wachstums, wenn man sie abwechselnd in schwache und konzentrierte Lösungen bringt, ebenso wie auch Stange das für Wurzeln nachwies. Ferner berichtet de Vries, daß Spirogyren eine langsame Überführung in Salpeterlösung vertragen, eine rasche nicht, und ähnliche Erfahrungen liegen aus mancherlei Kulturen vor.

Nicht unwichtig sind Erfahrungen an Diatomeen. Nitzschien, Pleurosigmen (Karsten), Coscinodiscus, Biddulphia, Chaetoceras usw. (Brockmann) und manche andere (Bergon) sind gegen rasche, gar nicht so große Konzentrationsänderungen überaus empfindlich; diese wirken oft fast katastrophal.

Hier sei noch einmal an Lemmermanns Angaben auf S. 338 erinnert, aber es kann auch Comère nicht unerwähnt bleiben, welcher aus eigenen Untersuchungen und aus der Literatur über Diatomeen berichtet, welche ungehemmt zwischen Salz- und Süßwasser wechseln.

Die ersterwähnten Beobachtungen würden es nach Nathansohn erklären, weshalb gewisse Diatomeen und andere Planktonten zwischen zwei neben- oder übereinander laufenden Strömungen auch dann nicht ausgetauscht werden, wenn deren Differenzen im Salzgehalt nicht groß sind.

Brockmann weist nun nach, daß diese empfindlichen Arten, die in der Nordsee weitverbreitet sind, nicht in die Wesermündung eindringen, während andere weniger sensible Formen durch den Flutstrom mehr oder weniger weit flußaufwärts getragen werden. An den Mündungen anderer Flüsse wird es nicht anders sein. Fand doch Lemmermann in dem ihm übermittelten Plankton des Menam ganz ähnliches. Die reinen Meeresformen gehen im Mündungsgebiet meistens zugrunde, man findet von ihnen viele abgestorbene Zellen (s. auch Selk). Über den Aralsee mit dem Oxus und Jaxartes berichtet Ostenfeld. Natürlich ist das, was wir hier erzählen, nur herausgegriffen aus der Fülle der Erscheinungen, die an anderen Orten nicht genügend untersucht oder dem Verfasser nicht bekannt geworden sind; gerade hier ist die Literatur ungemein zerstreut.

Fassen wir alles Bekannte zusammen, so sind die Ursachen, welche den ausgiebigen Austausch zwischen Süßwasser- und Meeresalgen hemmen, noch unzureichend bekannt. Man sollte nach der voraufgehenden Darstellung meinen, derselbe sei leicht; in Wirklichkeit stellen sich ihm doch wohl mannigfache Hindernisse in den Weg.

Mit den Tieren ist es kaum anders. Wir wissen, daß viele Fische ungehemmt aus der See in die Flüsse aufsteigen und umgekehrt, daß andere höhere Salzkonzentrationen fliehen (s. Neudörfer, Walther). In ihren letzten Gründen sind auch diese Dinge nicht geklärt.

### $\beta$) Die Verbreitung im Freien.

#### + Horizontale Verteilung.

Kniep hat an die Beobachtungen von Kleen erinnert. Dieser schildert die Tangverteilung in einem abgeschlossenen Becken an der norwegischen Küste, das nur durch einen engen Zugang mit dem Meere verbunden ist. In dem Kanal schwinden nacheinander: Fucus serratus, Fucus vesiculosus, Fucus Sherardi, Ascophyllum. Fucus ceranoides allein geht ganz in das salzarme Becken hinein.

Gomont beschreibt im Gebiet der Seine inferieure Quellen, welche zum Teil unter der Flutmarke in das Meer münden. Überall wo das geschieht, weichen die extremsten Vertreter der Salzalgen zurück, nicht aber lassen sich beirren Enteromorpha intestinalis, Cladophora rupestris, Ulva, Chondrus, Ceramium rubrum, Gigartina mamillosa usw., sie bleiben auch im Ausstrom des Süßwassers auf dem Platze, freilich in verschiedenen Entfernungen, und zwar ungefähr in der oben gegebenen Reihenfolge, derart, daß Enteromorpha am meisten, Gigartina am wenigsten Süßwasser verträgt. Cotton berichtet für irische Brackwässer ganz ähnliches.

Ein anderes und doch analoges Bild gewähren die schon früher erwähnten Felslöcher (pools) (S. 271). Über dem Niveau gelegen bleiben sie bei der Ebbe gefüllt, werden aber je nach ihrer Lage ausgesüßt und enthalten dann die weniger gegen Verdünnung empfindlichen Arten (Börgesen, Jónsson, Cotton, Kylin, Skottsberg u. a.).

Das sind ganz kleine Räume, in welchen vielleicht der Salzgehalt noch keine minimalen Ziffern erreicht, in welchen dagegen das Konzentrations-Gefälle ziemlich groß ist. In den großen und kleinen Haffs, welche mit der Ostsee wiederum nur durch enge Kanäle in Verbindung treten, ist die Differenz im Salzgehalt an den verschiedenen Orten wohl nicht so groß, trotzdem bieten sie nicht uninteressante Verhältnisse. Ich greife den mir persönlich bekannten Breitling zwischen Rostock und Warnemünde heraus, den auch Porter bearbeitet hat. In ihm durchdringen sich die Komponenten der marinen und Süßwasseerflora ganz auffallend. Dort gedeihen nebeneinander Phragmites communis und Fucus vesiculosus; Potamogeton pectinatus trägt Ectocarpus-Arten, Myriophyllum spicatum ist besetzt mit Polysiphonia violacea. Dazwischen hängen gelegentlich Spirogyren; und Charen bedecken oft weite Strecken. Das alles bei einem Salzgehalt von 5 ‰! Flußaufwärts verlieren sich die marinen Algen ganz allmählich, und gegen die See zu schwinden natürlich die Phanerogamen außer der Zostera, die sich ja an den verschiedensten Orten zwischen die Meeresalgen eingezwängt hat (s. oben). Marie Schulz schildert ähnliches für Greifswald, ebenso Klemm und Voss.

Im etwas größeren Maßstabe wiederholen sich die Dinge im dänischen Limfjord (Johannson) in holländischen Küstengewässern, vor allem in dem größten derselben, im Zuider-See (Redeke).

Alles das kann man auf die ganze Ostsee übertragen. Die Fucaceen, welche nach Kleen in einem norwegischen Gewässer mit der Abnahme des Salzgehaltes sukzessive aufs Dasein verzichten, werden in der Ostsee in derselben Reihenfolge angehalten, in welcher sie an jenen Standorten verschwinden. Die Algen, welche bei Gomont in der Nähe der Süßwasser-Quellen am Leben bleiben, bevölkern die ganze Ostsee, die welche sich von ihnen mehr oder weniger fern halten, gehen auch ins baltische Meer nur bis zu bestimmten Punkten hinein.

Ganz allgemein sind die westlichen Regionen des mare balticum ziemlich reich an Algen, z. B. die Gebiete um Kiel; von dort aus nimmt aber die Zahl der marinen Arten gegen Osten hin ab, und in den äußersten Zipfeln des bottnischen wie finnischen Meerbusens, z. B. bei Haparanda, sind deren nur noch wenige zu finden. Statt dessen schieben sich hier Süßwasserpflanzen mehr oder weniger weit vor und durchdringen die spärlichen Bestände von Meeresalgen. Die Dinge gehen mit dem Salzgehalt (S. 334) völlig parallel. Darüber geben Reinke, Lakowitz, Gobi, Krok, Svedelius, Batalin, Fraude, Sjöstedt u. a. Auskunft.

Aus diesen Schriften ist auch zu ersehen, daß die Ostseealgen fast alle auch in der Nordsee gefunden werden, und man kann wohl annehmen, daß sie von dort eingewandert sind. Aber es gibt auch Ausnahmen. Schon oben erwähnten wir Sphacelaria arctica und fügen hier noch Gobia baltica an, welche ganz auf die Ostsee beschränkt zu sein scheint.

Das Plankton verhält sich ganz analog. In den bottnischen und finnischen Meerbusen dringen nicht wenige Süßwasserformen ein. Manche schauen nur gerade eben gleichsam zaghaft aus den Flüssen hervor, so

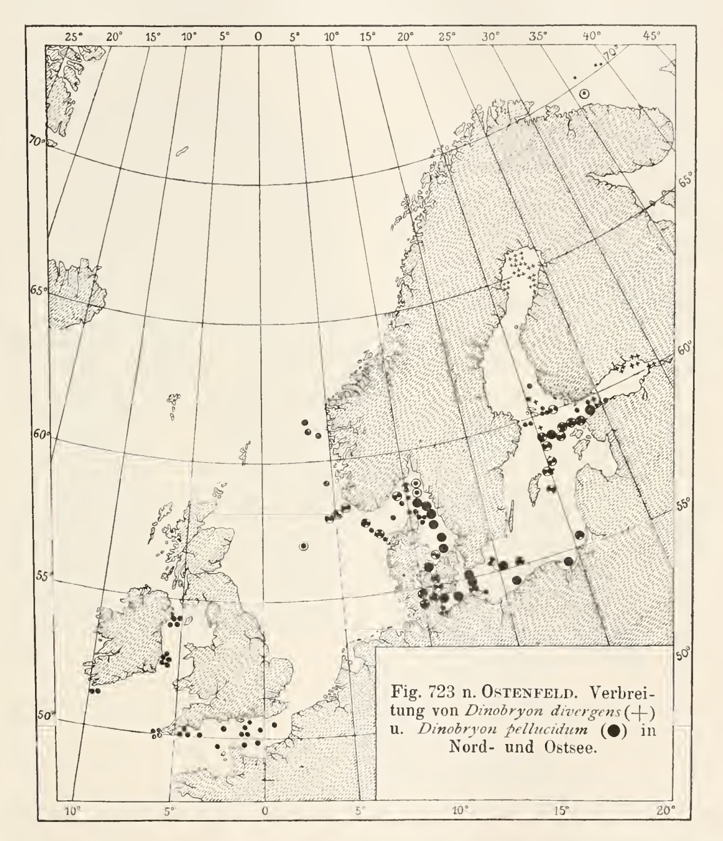



Fig. 723 n. Ostenfeld. Verbreitung von *Dinobryon divergens* (+) u. *Dinobryon pellucidum* (●) in Nord- und Ostsee.

zeichnet z. B. Ostenfeld in Fig. 723 das Vorkommen von Dinobryon divergens. Der Flagellat findet sich nur in den innersten Zipfeln jener Gewässer und erscheint nur im Hochsommer bei niedrigstem Salzgehalt. Lemmermann berichtet von Chlorophyceen, von Cyclotella, Stephanodiscus, Fragilaria u. a., welche im Greifswalder Bodden fehlen, aber in den angrenzenden salzarmen Abschnitten als da sind Ryk, Saaler Bodden, Waterneversdorfer Binnensee usw. reichlich vorhanden sind. Sie sterben ab, sobald sie aus dem Süßwasser in Brackwasser von einiger Konzentration ein-

geschwemmt werden. Aphanizomenon flos aquae lebt nur in der östlichen Ostsee in Mengen (s. a. Cleve-Euler).

Natürlich geht die Sache mit anderen Arten auch genau umgekehrt. Wo die Süßwasser-Formen schwinden, treten salzliebende an ihre Stelle (Lemmermann). Einige Beispiele: Coscinodiscus oculus iridis geht von der Nordsee her durch die ganze Ostsee bis zum bottnischen Meerbusen. Dinobryon pellucidum nach Osteneeld von dem Atlantik durch Nordsee,

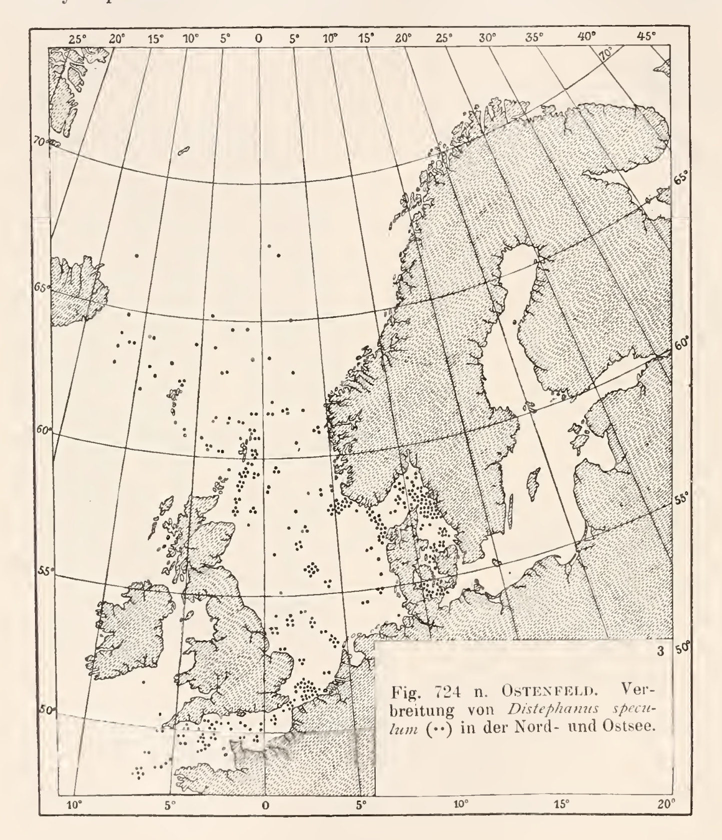



Fig. 724 n. Ostenfeld. Verbreitung von *Distephanus speculum* (··) in der Nord- und Ostsee.

Skagerrack, Kattegat und einen großen Teil der Ostsee verbreitet, macht vor dem bottnischen und finnischen Busen halt (Fig. 723). Der Silicoflagellat Distephanus Speculum (Fig. 724) gelangt von der Nordsee her bis an die südlichen Ausgänge der dänischen Wasserstraßen — dann hat sichs.

Driver betont besonders, daß die Beltsee weit reicher sei an gewissen Planktonten als die übrige Ostsee und gibt folgende Zahlen für Chaetoceras boreale. Von dieser Diatomee finden sich in der Maßeinheit:

223 000 000 vor dem kleinen Belt
111 000 000 vor der Kieler Föhrde
89 000 000 im Fehmarn Belt
22 000 000 im Gebiet zwischen Gjedser und Darsser Ort.

Lohmann sah Prorocentrum micans in der Kieler Bucht in dem Augenblick auftreten, in welchem stark salziges Nordseewasser bis in jene Gebiete vordrang, es brachte offenbar einen größeren Vorrat an Prorozentren mit. Dinophysis zeigte enorme Differenzen von Woche zu Woche, sie erklären sich daraus, daß an den Fundorten bald salzreiches bald salzarmes Wasser im Vordringen begriffen war. Dinophysis verlangt schwereres Wasser. Wenig kümmert sich bei Kiel Heterocapsa um das spezifische Gewicht; sie hat zwei Maxima der Entwicklung, teils bei hohem teils bei niedrigem Salzgehalt (Lohmann).

Natürlich kann eine ähnliche Durchdringung heterogener Florenelemente auf den ganzen Erdball vollzogen werden, wo Süß- und Seewasser sich in irgendeiner Form mischen. Fast alle nordischen Forscher, die wir schon oft erwähnten, berichten davon und erklären aus dem Salzgehalt den Reichtum oder die Armut der Flora; so erwähnt Kylin, daß die Küste von Bohuslän algenreicher sei als die von Halland, welche auch salzärmer ist.

Alle diese Erscheinungen wiederholen sich in der neuen Welt, z. B. in den Lagunen Westindiens (Börgesen). An den nordamerikanischen Küsten kann das Gras Spartina neben Fucus im Brackwasser vorkommen (Johnsson und York, Davis u. a.) usf. Auch der Aralsee bietet bezüglich des Planktons analoge Erscheinungen (Ostenfeld).

### ++ Die Vertikal-Verteilung.

#### Benthos.

Durch die auf S. 334 erwähnte Überschichtung salzärmeren und salzreicheren Wassers muß die Tiefenverteilung der Algen ebenso beeinflußt werden, wie deren Horizontal-Verbreitung durch Salz- und Brackwasser Mögen Brandung und Licht als herrschende Faktoren angesprochen werden, vernachlässigt darf dieser Gesichtspunkt nicht werden.

Im Mofjord bei Bergen ist die Salzschichtung nach Kniep besonders auffallend, oben findet sich sehr salzarmes Wasser, und deshalb steigt Fucus vesiculosus, der sonst an der Oberfläche vorzukommen pflegt, unter 2 m Tiefe hinab.

Laminarien finden sich in den salzarmen Oberschichten der Ostsee nirgends; Reinke aber holte sie aus der etwa 30 m tiefen Kadettrinne herauf, die einen genügenden Salzgehalt aufweist; Svedelius, Rosenvinge u. a. erwähnen Formen, die sonst an der Oberfläche wachsen, aus salzreichen Tiefen der Ostsee; Kylin findet Laminaria hyperborea an der Westküste Schwedens erst unter 15 m Tiefe; Kniep erinnert daran, daß die oben erwähnten norwegischen Fucaceen sich an besagter Stelle in derselben Reihenfolge von oben nach unten ablösen, in der sie gegen die von Süßwasser beeinflußten Oberenden der Fjorde vordringen. Die „Sprünge“ im Salzgehalt sind dort oft recht stark; z. B. findet man an der Oberfläche 14 ‰, in 5 m Tiefe 29 ‰, in 30 m 33 ‰. Hier ist von einer Wirkung des Wellenschlages kaum noch die Rede, sonst würden ja die „Salz“schichten durcheinander gewirbelt werden.

Stärker noch mögen die Abstufungen in den „Pools“ sein. Börgesen beschreibt für die Faeröer Felslöcher mit schöner Zonenbildung durch die

Algen. Zu oberst finden sich Enteromorphen, dann folgen Cladophoren, tiefer noch wächst ein Band von Corallina, dieses wird von Laurencia abgelöst. In anderen Fällen finden sich oben wieder die genannten Grünalgen, unten Polysiphonia, Delesseria, Rhodomela u. a. Bis zu den fraglichen Vertiefungen schlagen die Wellen nur bei Sturm hinauf und bringen Seewasser in dieselben. In den ruhigen Sommermonaten wird das Wasser kaum bewegt, und der Regen schafft nun eine Schicht von Brackwasser über der konzentrierteren Lösung in der Tiefe.

Plankton.

Die Planktonten stellen sich dem Benthos durchaus an die Seite. Die salzarmen Oberschichten der Ostsee enthalten andere Schwebealgen als die tieferen Lagen; z. B. berichtet Brandt, daß Chaetoceras danicum und bottnicum vornehmlich in schwächer salzigem Wasser leben, während die meisten Chaetoceras-Arten sich ebenso wie Rhizosolenia, Cerataulina und Guinardia nur in Wasser von 15 ‰ Salz hielten. Nach Kraefft nehmen die Ceratien im baltischen Wasser an der Oberfläche mit dem Salzgehalt ab und steigen in tiefere Schichten hinab, wenn sie dort schwereres Wasser finden. Gran wies Poralia sulcata, Pleurosigma Normanni u. a. in Tiefenwasser des großen Beltes bei 15—20 m nach, d. h. an der Grenze des leichteren und schwereren Wassers.

Lohmann schildert, wie Planktonten der Nordsee mit den starksalzigen Strömen in die Ostsee einwandern, Rhizosolenia alata gelangt bis zur Kadettrinne (vgl. Laminaria), Ceratium longipes geht bis Bornholm, andere bis Danzig oder Memel usf., aber immer nur in tieferen Lagen.

Cleve, Ekman und Petterson finden in den oben erwähnten Schichten des Skagerracks Planktonten, welche für jede derselben charakteristisch sind. Der Salzgehalt differiert hier nicht so sehr, das arktische Wasser hat 34—35 ‰ Salz, während das atlantische 35—36 ‰ aufweist. Man mag bezweifeln, ob solche geringen Unterschiede maßgebend sind, aber es muß doch auf Ostenfeld hingewiesen werden, nach welchem Phaeocystis Poncheti sein Maximum bei 35,5 ‰ und sein Minimum bei 32,6 ‰ Salz hat; nach ihm geht auch Halosphaera viridis in keine Zone, die weniger als 33 ‰ Salz hat (s. oben). Demgegenüber fand Lohmann Exuviaella baltica 2 Jahre hintereinander in der Kieler Föhrde, obwohl der Salzgehalt in beiden Jahren ganz verschieden war. Darum kümmerte sich der Flagellat nicht.

### $\gamma$) **Wanderungen.**

Schon das vorige Kapitel zeigt, wie typische Meeresalgen weit hinein ins Brackwasser gehen. Trotzdem kann man kaum behaupten, daß Salzalgen, um diesen kurzen Ausdruck zu gebrauchen, in größerer Zahl ins Süßwasser übertreten. Immerhin gibt es eine gewisse Anzahl, und diese sollen unter Hinweis auf das S. 338 bereits Gesagte kurz behandelt werden.

Die bekannteste Braunalge im Süßwasser ist Pleurocladia lacustris Al. Braun, eine Ectocarpee, welche in norddeutschen Landseen (Holstein, Brandenburg) nicht selten ist. Klebahn und Wille haben darüber berichtet. Außerdem wurde Lithoderma fluviatile von Areschoug im östlichen Schweden und Lithoderma fontanum von Flahault bei Montpellier, von de Toni bei Padua gefunden. Hansgirg wies sie in Böhmen nach, Migula fand sie bei Eisenach, Lauterborn entdeckte ein Massenvorkommen im Bodensee, Rhein, Ill usw.

Etwas reichlicher und verbreiteter sind Süßwasserflorideen. Jede Flora erwähnt Batrachospermum in stagnierenden und mäßig fließen-

den Gewässern, Lemanea in rasch bewegten Flüssen und Bächen der Berge. Auf Batrachospermum lebt Balbiana (Chantransia); ähnlich wie Lemanea gedeiht Hildenbrandia fast überall und Bangia atropurpurea (Tscherning), schließlich auch Thorea ramosissima, über deren Verbreitung u. a. de Wildeman, Magnus und Lauterborn berichteten. Börgesen endlich findet Rhodochorton Rothii auf den Faeröern, in Wasserfällen usw. Diese Alge lebt aber gleichzeitig auch im Meer.

Das sind Florideen gemäßigter Zonen. In wärmeren und wärmsten Gebieten finden sich weitverbreitet Caloglossa-Arten als Bachalgen. Sie werden aus Südamerika, Ostafrika, Japan, Indien usw. angegeben (Leprieure, Montagne, Cramer, Goebel, Wright, Okamura, Karsten). Mag auch die Artbegrenzung noch nicht ganz geklärt sein, so steht doch fest, daß die gleiche Spezies in verschiedenen Weltteilen vorkommen kann, so die Hauptart Caloglossa Leprieurii Montagne. Zu dieser kommen Bostrychia-Arten in den Bergbächen von Guayana, in den Stromschnellen des inneren Borneo (Beccari), in den Süßwassern Neu-Seelands 500 m über dem Meer (Goebel) und wohl noch andere Funde. Entsprechende Algen werden in den Flußmündungen, in den Brackwassern der Lagunen usw. gefunden, z. B. geben Leprieure und Goebel für Guayana Bostrychien auf den Stelzwurzeln der Mangroven an, Börgesen erwähnt auf analogen Standorten diese Gattung wie auch Caloglossa, Catenella, Murrayella für die Lagunen Westindiens, Beccari nennt sie für Borneo und Cotton sogar für Irland. Es wird noch mehr Notizen geben.

Man sieht sofort, daß es sich in den Brackwässern im wesentlichen um dieselben Gattungen handelt wie in den Bächen, und in zwei Fällen kommen sicher auch dieselben Arten in Frage, nämlich Caloglossa Leprieurii (Börgesen) und Bostrychia Moritziana (Leprieure, Goebel). Daraus haben alle Forscher den Schluß gezogen: Diese Algen wanderten alle durch Brackwasser ins Bachwasser empor. Reinke und Darbishire konnten das Vordringen von Enteromorpha clathrata, Chaetomorpha Linum u. a. sowie von Ectocarpus siliculosus in den Nordostseekanal verfolgen, in welchem im übrigen die normale Vegetation süßer Wässer vorhanden sein dürfte.

Durch Regionen wie die geschilderten muß sich überall die Wanderung von Meeresalgen in die Flüsse usw. vollzogen haben; und man sieht, daß bei der allmählichen Abstufung des Salzgehaltes an jenen Orten eine solche nicht sehr schwer fallen konnte.

Die Caloglossa von Japan und von Zanzibar stimmen überein, die von Amboina usw. sehen jenen so ähnlich, daß man unwillkürlich fragt, wie es mit ihrer Abstammung stehe. Goebel macht denn auch darauf aufmerksam, daß sie sehr wohl von einer und derselben weit verbreiteten marinen Spezies abstammen können. Auch ich glaube das und möchte noch darauf hinweisen, daß fast alle Formen, welche große Bezirke besiedeln, sehr anpassungsfähig sind und somit am leichtesten Anlaß zu den in Rede stehenden Varietäten- oder Art-Bildungen geben können. Ob diese Ausgangsformen noch nachweisbar sind, ist eine Frage, welche vorläufig nicht beantwortet werden kann. Dieselben Erwägungen gelten für die besprochenen Diatomeen.

Wanderungen flußaufwärts sind nicht der einzige Weg, auf welchem Meeresalgen in das Süßwasser gelangten, es kann sich um Relicte aus Zeiten handeln, in welchen die fraglichen Gewässer mit dem Meere in Verbindung standen, um Überbleibsel einer einst reicheren Flora, deren Glieder in dem Maße zugrunde gingen, als die ursprünglich salzigen Wasserbecken ausgesüßt wurden. Solche Vermutungen werden durch mancherlei Vor-

kommnisse an Lagunen usw. nahe gelegt. Es gibt nicht selten Wasserbecken, welche mit dem Meere nur noch durch eine enge Öffnung kommunizieren und bei relativ hohem Salzgehalt eine ziemlich reiche Algenflora besitzen. Schließt sich die Öffnung, so ergeben sich Verhältnisse, wie sie u. a. Piccone für den inneren See der Insel Guanahani schildert. In diesem wachsen z. B. Dasycladus occidentalis Harv. und Acetabularia crenulata Lrmx., die natürlich vor Abschluß des Sees einwanderten. Falls er ausgesüßt wird, müssen diese Algen zugrunde gehen oder sich den veränderten Verhältnissen anpassen, wie es Pleurocladia lacustris wohl getan hat.

Wille, und auch wohl andere, haben darauf hingewiesen, daß diese Alge in den Gewässern flacher Gegenden vorkommt, die noch in relativ späten Erdepochen mit einem Meer in Zusammenhang standen.

Thienemann will unter Berücksichtigung der Arbeiten von Samter und Weltner das Vorkommen von Maränen und gewissen Krebsen in Seen des Ostseegebietes auf gleiche Weise erklären (s. a. Arndt, Ekman u. a.), und schließlich pflegt man in diesem Zusammenhang auch auf Sphacelaria racemosa var. arctica hinzuweisen (Reinke, Lakowitz u. a.).

Sie kommt in den arktischen Meeren im salzreichen Wasser häufig vor, findet sich aber auch im östlichen Teil der Ostsee in salzarmen Gebieten reichlich, während sie in den Gewässern, welche diese mit der Nordsee verbinden, zum mindesten sehr spärlich ist. So kam man auf den Gedanken, sie sei wohl durch die alten Verbindungen eingewandert, welche einst zwischen jenen Teilen der Ostsee und den nordischen Meeren bestanden. Unumstritten ist die Vermutung aber keineswegs (Svedelius, Kylin). — Hier von Relikten zu reden, wie geschehen, scheint mir zulässig.

Diesen Ausdruck verwende ich mit Wesenberg-Lund im allgemeinen Sinne und nicht bloß für Relikte aus der Eiszeit, um nicht erörtern zu müssen, wann die Abschnürung der fraglichen Gewässer vom Meere stattgefunden hat. Das ist natürlich interessant, aber es würde hier zu weit führen; ich will hier nur noch daran erinnern, daß die größten Relikten-Seen der Baikal- und der Nyassasee sind, sie enthalten eine erhebliche Anzahl von Tieren und wohl auch Pflanzen, welche auf eine einstige Verbindung mit dem Meer hindeuten (vgl. z. B. Lauterborn).

Wir sprachen auf S. 338 von den Chlamydomonaden und Diatomeen, die hoch konzentrierte Salzlösungen bewohnen. Artari macht nun darauf aufmerksam, daß die verschiedenen Salzgebiete jeweils ihre besonderen Arten haben. Er sieht das als ein Zeichen dafür an, daß sie am Ort entstanden sind. Sie allein blieben von zahlreichen Süßwasserformen übrig, als das Salz zunahm. Es würden also auch hier Relikte vorliegen, freilich im umgekehrten Sinne wie bei der Aussüßung von Gewässern. Derartiges kann sich noch in der Jetztzeit vollziehen. Brannon berichtet, daß Devilas Lake in North Dakota im Lauf der Jahrzehnte salzreicher geworden ist, das steht durch Messungen fest. Das Wasser enthielt 1911 etwa 10‰ Salz, wenn auch in etwas anderer Zusammensetzung als im Meer. In ihm haben sich Enteromorpha, Cladophora, Pediastrum und Chroococcus gehalten, es fehlen Spirogyra, Chara u. a. Diese aber leben in den benachbarten Süßwasserseen reichlich.

Unter den Diatomeen kommt es vor, daß einzelne Arten mariner Gattungen ihrer alten Heimat gleichsam untreu werden und sich ins Süßwasser begeben. So haben sich nach Zacharias und Lauterborn Arten der Gattungen Rhizosolenia und Attheya von der Hauptmasse ihrer im Meer lebenden Verwandten losgelöst, sie finden sich in norddeutschen Seen wie

auch in den Altwässern des Rheins. Rouppert erwähnt Chaetoceras Zachariasii im Prester See und in der Elbe bei Magdeburg, wie auch in der Weichsel. Attheya Zachariasii verhält sich ähnlich (s. Honigmann). Woloszynska findet Attheya und Rhizosolenia in javanischen Süßwässern. Lemmermann sagt, daß Coscinodiscus subtilis var. fluviatilis, die stets im Süßwasser gefunden wird, sich nur wenig vom Meerestypus unterscheide.

Wesenberg-Lund spricht davon, daß auch unter den Planktonalgen sich Relikte finden möchten, und seine Vermutung liegt für die soeben erwähnten Diatomeen schon nahe. Allein Lauterborn macht mündlich darauf aufmerksam, daß sehr wohl an einen Transport auf andere Weise, z. B. durch Vögel, gedacht werden könne. Ähnlich Elmore. Lemaire hat manche Diatomeen in Abwässern von Salinen gefunden. Diese kann man den höheren Salzpflanzen an die Seite stellen, welche an allen Salinen des Binnenlandes auftreten, auch an solchen, welche neu errichtet sind.

Der Aralsee beherbergt nach Ostenfeld neben zahlreichen Süß- und Brackwasserformen Chaetoceras, Cyclotellen, Campylodiscus, Coscinodiscus usw., also Meerestypen. Diese sind nach dem genannten Verfasser in relativ später Zeit über Land eingewandert und sind nicht etwa Überbleibsel aus postpliocäner Zeit. Er schließt das aus einem Vergleich mit anderen Gewässern und stellt damit den Aralsee in Gegensatz zu Baikal- und Nyassasee.

Gelingt es, einigermaßen wahrscheinlich zu machen, daß alle heute lebenden Phaeosporeen und Florideen ursprünglich dem Meere angehören, so läßt sich die entsprechende Frage für die Hauptmasse der grünen Algen vorläufig kaum befriedigend beantworten.

Volvocineen und Conjugaten treten ebenso spärlich in der See auf, wie das Heer der Protococcaceen und Palmellaceen. Im Gegensatz hierzu finden wir im bunten Wechsel Ulotrichaceen, Chaetophoreen, Cladophoreen, Ulvaceen bald im süßen, bald im Seewasser. Aber alle Ulotrichales des Meeres sind isogam; die oogamen Familien gedeihen nur im Süßwasser. Wenigstens kenne ich weder ein Oedogonium oder eine Bulbochaete, noch eine Cylindrocapsa oder Sphaeroplea, noch eine Coleochaete im reinen Seewasser.

Ebenso liegen die Verhältnisse bei den Siphoneen: isogame oder annähernd isogame Familien in reichster Entfaltung und Ausgestaltung der Formen in der See, die oogamen Vaucherien ganz vorzugsweise im Süßwasser.

Was man sich dabei zu denken habe, ist nicht ohne weiteres zu sagen. Man wird Wanderungen und Rückwanderungen, vielleicht wiederholte, annehmen müssen und aus solchen vielleicht erklären können, warum im Gegensatz zu dieser Regel einige wenige Vaucheria-Arten aus der Piloboloidesgruppe in der See gefunden werden. Man wird vielleicht auch auf das Verhältnis von Fluß- und See-Fischen aufmerksam machen können, das ebenfalls des Unklaren gerade in dieser Richtung noch viel bietet.

Wanderungen der grünen Algen aber aus einem Medium in das andere sind jedenfalls leichter verständlich als diejenigen der braunen und roten; denn erstere sind weit weniger empfindlich als letztere, wie das aus Kulturversuchen und ebenfalls aus der Beobachtung im Freien hervorgeht: Chlorophyceen gedeihen z. B. noch in verunreinigten Häfen, welche die Florideen längst fliehen.

Immerhin bleibt, wie mir scheint, das Verhalten isogamer und oogamer Formen beachtenswert. Vielleicht gestattet ein vermehrtes pflanzengeographisches Material ein besseres Urteil auch darüber, wie man sich im

einzelnen die Orts- und Formveränderungen zu denken hat, welche zur Bildung der höheren — also auch wohl jüngeren oogamen Familien führten.

### δ) Der Turgor.

Alles was uns hier beschäftigt, stellt einen besonderen Fall einer fast in allen Gruppen des Pflanzenreiches gegebenen Erscheinung dar, darauf hat PFEFFER hingewiesen. Fast jedes Bakterium, fast jeder Pilz erfordert oder verträgt doch gewisse oft ziemlich hohe Konzentrationen der Nährflüssigkeit, und bei den Phanerogamen kehrt ähnliches wieder, wie ein Vergleich der gemeinen Landpflanzen mit den Halophyten ohne weiteres lehrt. Was uns auffällt, ist nur, daß sich eine so große Zahl von Organismen an die gleiche Lösung, die wir Meerwasser nennen, annähernd gleichmäßig angepaßt hat, und man möchte ergründen, was es mit dem Leben in der so gearteten Nährlösung auf sich habe, die uns hier speziell interessiert.

Klar ist, daß das Meerwasser alle Nährstoffe enthalten muß, welche auch dem Süßwasser zukommen und welche für die Algen unerläßlich sind; aber die Salze sind im Seewasser in Quantitäten gegeben, deren Notwendigkeit für den Ernährungsprozeß als solchen nicht einleuchten will, wenn man weiß, wie leicht die Pflanzen aus ganz verdünnten Substraten noch Nahrung zu ziehen vermögen. Die Bedenken steigen angesichts der Tatsache, daß von den 35‰ anorganischer Verbindungen, welche die Meere zu bergen pflegen, 27‰ Chlornatrium sind, d. h. daß 780‰ der gesamten Salzmenge im Meer durch Kochsalz repräsentiert wird.

Die Physiologie belehrt uns weiter darüber, daß weder das Chlor noch das Natrium für die Pflanzen unerläßlich und höchstens in geringer Menge nützlich sind; bei PFEFFER aufgeführte Versuche von verschiedenen Autoren zeigen sogar, daß Natrium von typischen Strandpflanzen nicht gefordert wird.

Durch diese und ähnliche Erwägungen wird die uns beschäftigende Frage wenigstens in erster Linie — mögliche Nebenwirkungen können hier beiseite bleiben — zu einer physikalischen gestempelt. Dem hat REINKE wohl aus theoretischen Erwägungen heraus zuerst Ausdruck gegeben, und ich habe ihm auf Grund meiner Untersuchungen zugestimmt. Die Meeresalgen werden damit vergleichbar einer großen Zahl von Landpflanzen, welche an Lehm-, Sand- oder Moorboden, an bestimmte Gesteine usw. nicht bloß gebunden sind wegen der chemischen Beschaffenheit derselben, sondern auf Grund physikalischer Eigenschaften, an welche sie sich anpaßten. Manche Erfahrungen bei der Kultur von Bakterien und Pilzen dürften ähnlich zu deuten sein; sicher gilt das für Eurotium repens, welches sich nach KLEBS nur in konzentrierten Zuckerlösungen gut entwickelt. KLEBS schloß ganz wie ich früher bezüglich der Meeresalgen, daß nicht der gesamte Zucker als Nährmittel erfordert werde und bewies das, indem er den Pilz in einer Salpeter-, Kochsalz- usw.-Lösung zum Wachsen brachte, welcher die Nährsubstanzen nur in der für andere Pflanzen üblichen Konzentration zugefügt waren.

ARTARI fand, daß Chlorella, Chlamydomonas u. a. auf sehr verschieden konzentrierten Zuckerlösungen gut wuchsen; die Algen paßten sich an diese unter Erhöhung des Optimums des osmotischen Grenzwertes gut an. Daß dem Zucker im wesentlichen eine osmotische Wirkung zukomme, ergab sich auch, als er z. T. durch $MgSO_4$ ersetzt wurde. Dieses ertrugen die Zellen ohne Schwierigkeit.

Schon vor langer Zeit habe ich versucht, Meeresalgen in Salpeterlösungen zu erziehen, die mit Seewasser isosmotisch waren. Die Versuche schlugen fehl, weil Nebenumstände nicht berücksichtigt waren; man dachte damals noch nicht an balanzierte Lösungen. NATHANSOHN konnte Codium wenigstens einige Tage in $NaNO_3$ halten, und deshalb beweisen meine Mißerfolge nichts gegen unsere Auffassung; dafür aber sprechen die Angaben von DREWS, welcher fand, daß an Stelle des NaCl in die Zellen von Enteromorpha reichlich Bromkalium eintreten kann.

Endlich ist es O. RICHTER ganz einwandfrei gelungen, Nitschia putrida ohne Kochsalz in einer Lösung von $NaNO_3$ zu erziehen.

Gestützt wird die vorgetragene Meinung ferner durch eine große Zahl euryhaliner Algen, denen es ganz gleichgültig ist, ob sie in Wasser von 40‰ oder von 3‰ leben, d. h. sie sind unempfindlich gegen eine Herabsetzung des Salzes auf mehr als $^1/_{10}$ des ursprünglich notwendig erscheinenden. Ich erinnere nur an die vielen oben (S. 338 ff.) erwähnten Tatsachen.

Wir können also wohl wiederholen, was schon oben gesagt wurde: die weitaus größte Menge des Salzes der Ozeane ist für die Ernährung auch der stenohalinen Arten unnötig, und der diesem Ziel dienende Stoffumsatz vollzieht sich ohne diese und völlig unabhängig von demselben (vgl. S. 177ff).

Entsprechend dem, was ESCHENHAGEN u. a. an Pilzen wahrnahmen, welche in konzentrierten Lösungen wuchsen, muß die Salzlösung des Meeres aber ganz erheblich a u f d e n T u r g o r der einzelnen Zellen und Gewebe einwirken. Nachdem PFEFFER bereits auf diese Dinge hingewiesen, hat DREWS sie etwas eingehender studiert. Nach ihm hat jede Zelle einer Süßwasseralge ebenso wie die Zelle einer beliebigen Landpflanze einen annähernd konstant bleibenden Turgor, den man Überdruck, besser wohl Eigendruck nennen kann. Dieser Eigendruck beträgt bei Enteromorpha etwa 18 (nach TRUE 6—7), bei Spirogyra 4, bei Melosira 5 Atmosphären.

Bringt man solche Algen in Salzlösungen, so wird der Turgor in ihren Zellen erheblich gesteigert, z. B. erhielt DREWS in 30‰ NaCl eine Zunahme von etwa 15 Atmosphären. In 50‰ Kochsalz brachte er Enteromorpha und Ulva binnen 10 Stunden auf etwa 25 Atmosphären, bei Melosira erzielte er in 18 Stunden einen Druck von 52 Atmosphären.

Nach NOLL schnurren die Zellwände der Derbesia stark zusammen, wenn man den Turgor durch Zerschneiden der Schläuche aufhebt. Sonach erreicht dieser Druck bei vielen Meeresalgen sicher eine erhebliche Höhe.

Der jeweils beobachtete Turgor (Innendruck) setzt sich aus zwei Komponenten zusammen, dem Eigendruck und dem Außendruck. Der erstere wird bei Überführung in eine konzentriertere Lösung um den letzteren gesteigert, anders ausgedrückt um so viel, als der osmotischen Leistung des umgebenden Mediums entspricht.

Es geht das aus KOTTES Angaben hervor. Er fand für die Turgeszenz folgende Werte:

| | in der Nordsee: | in der Ostsee: | Differenz: |
|---|---|---|---|
| bei Ceramium rubrum . . . | 1,45 Mol. | 0,96 Mol. | 0,49 Mol. |
| „ Polysiphonia violacea . . | 1,8 „ | 1,35 „ | 0,45 „ |
| „ Ectocarpus siliculosus . . | 1,53 „ | 1,03 „ | 0,50 „ |

Die Differenz der osmotischen Werte zwischen Nord- und Ostseewasser (35‰ gegen 18‰) wurde zu 0,49 Mol. bestimmt; somit ergibt sich eine völlige Konstanz des Außendruckes bei den drei Algen.

Der Eigendruck verdankt nach DREWS Substanzen seinen Ursprung, welche von langer Hand her in die Zelle aufgenommen, vielleicht auch in

dieser produziert wurden; sie sind nicht bekannt. Der Außendruck aber resultiert aus Salzen, welche in die Zelle ad hoc aufgenommen werden. Bei Einführung in eine NaCl-Lösung nehmen demnach Enteromorphen, Diatomeen, Ectocarpeen usw. solches direkt auf. Drews konnte die Permeabilität des Plasmas jener Algen für dieses Salz direkt nachweisen.

Schon vorher hatte Janse den Eintritt von Chlornatrium in die Zellen der Spirogyren und Chaetomorphen wahrgenommen. Wille zeigte, daß Laminarien, welche an salzreichen Orten wachsen, mehr Asche aufweisen als solche an salzarmen. Buchheim, Kotte, Michels, True u. a. finden Analoges. Ohnehin ist uns durch die Arbeiten von de Vries, Overton, Nathansohn, Meurer, Ruhland, Osterhout, Tröndle, Fitting u. a. (s. auch Jost) heute geläufig, daß eine große Zahl von Substanzen rasch in die Zelle einzudringen vermag, und zwar so weit, daß ihre Konzentration innen und außen völlig gleich ist. Die beiderseits in gleicher Menge gelöste Substanz hat für die Turgeszenz (Eigendruck) „so wenig Bedeutung, wie wenn sie beiderseits fehlte“. Freilich muß die Turgorregulation nicht immer so erfolgen. Zucker z. B. dürfte nicht in derselben Weise eindringen wie die Salze und ähnlich wirkende Körper (Buchheim).

Gehen Salze in die Zellen zwecks Regulierung des Überdruckes ein, so werden sie auch austreten, wenn die Konzentration des Außenmediums sinkt, und tatsächlich konnten die vorerwähnten Forscher auch den Austritt jener Salze unter den gegebenen Umständen mehr oder weniger wahrscheinlich machen. Quinton endlich erbrachte den analogen Nachweis an Aalen, welche er verschiedenen Salzlösungen entnahm.

Diese Regulierungsprozesse spielen sich sehr rasch ab, schon nach einer Stunde ist häufig vermöge Aufnahme oder Abgabe von Salzen ein annähernder Ausgleich erzielt, wenn auch nach Ablauf dieser Zeit noch mancherlei Veränderungen vorgehen und mancherlei Komplikationen eintreten können.

Diese Erfahrungen erinnern an das, was Alfr. Fischer, zum Teil auch Eschenhagen, bei Bakterien und Pilzen fanden, stimmen jedoch nicht ganz überein mit dem, was Janse über Chaetomorpha, Spirogyra usw. berichtet, und mit dem, was A. Meyer und Ad. Hansen über Valonia angeben. Der Zellsaft dieser Alge soll nach Arthur Meyer nur $^2/_3$ des Salpeterwertes vom Meerwasser besitzen, auch aus Hansens Angaben scheint hervorzugehen, daß die osmotische Leistung des Valonia-Saftes nicht über diejenige des Meerwassers hinausgeht, und ferner enthält nach jenen Autoren dieser letztere viel mehr KCl als NaCl, so daß von einer Massenaufnahme des letzteren kaum die Rede sein dürfte.

Auch bei der Plasmolyse ergeben sich Schwierigkeiten. Quellungen der inneren Membranschichten sind nach Kotte ein Hemmnis für die Beobachtung und nach Duggar entfalten isosmotische Lösungen von NaCl, $KNO_3$ und von Rohrzucker nicht die gleiche plasmolytische Wirkung. Störung des Versuchs durch vorzeitiges Eindringen jener Stoffe war wohl ausgeschlossen.

Wie sich diese scheinbaren oder wirklichen Widersprüche lösen, muß die Zukunft lehren. Die Fragen sind nicht bloß allgemein physiologisch von hoher Bedeutung, sondern sie sind wohl auch imstande, ein Licht auf die Ursachen der Algenverbreitung zu werfen.

Denn unter den Ursachen, welche gewissen Algen den Eintritt in das Seewasser verwehren, andere umgekehrt an einem Übergang in das süße Wasser verhindern, muß die Fähigkeit der Turgorregulierung eine erhebliche Rolle spielen, also auch wohl die Möglichkeit der Salzaufnahme und

Abgabe. Eine solche könnte zahlreichen Tangen des konzentrierten Meerwassers ebenso fehlen wie den Süßwasseralgen, und besonders von denen erworben sein, welche im Brackwasser leben, d. h. an Orten, an welchen vermöge Ebbe und Flut oder vermöge anderer Strömungen ein ständiger, oft stündlicher Wechsel des Salzgehaltes herrscht. Die Enteromorphen, Ulven, Chaetomorphen, Cladophoren, Ectocarpen und Melosiren, welche DREWS untersuchte, sind nun tatsächlich Formen, welche im Brackwasser ebenso gut gedeihen wie im Seewasser; sie und analoge Formen (S. 336ff.) wurden ja auch immer benutzt, wo es galt, Algen in extreme Konzentrationen zu bringen; sie sind es, welche in der Natur den stärksten Wechsel vertragen (S. 342).

## 4. Die Temperatur.

### a) Die Schichtung.

Ein Hinweis auf die Wärmeverhältnisse der Gewässer konnte schon in den voraufgehenden Kapiteln nicht umgangen werden. Trotzdem wird es nützlich sein, wenn wir unter Hinweis auf die Zusammenfassung bei STEUER, FOREL u. a. kurz vortragen, auf was es ankommt. Mit WHIPPLE nennt man polare Gewässer solche, in welchen die Temperatur des Wassers in den oberen Schichten tiefer ist als in den unteren. Allerdings sind in der Regel wohl die Unterschiede nicht sehr groß. Tabelle 1 gibt das ohne viel Worte wieder. Sie entstammt den Untersuchungen von SCHOTT auf der Valdivia-Expedition und bezieht sich auf eine Station in der Antarctis.

1.

| Tiefe in m | Temperatur C | Tiefe in m | Temperatur C |
|---|---|---|---|
| 0 | — 1,0 | 200 | + 1,4 |
| 50 | — 1,4 | 300 | + 1,7 |
| 80 | — 1,7 | 400 | + 1,6 |
| 100 | — 1,1 | 600 | + 1,2 |
| 110 | — 0,5 | 800 | + 1,5 |
| 120 | — 0,3 | 1000 | + 1,6 |
| 130 | + 0,6 | 2000 | + 0,6 |
| 150 | + 0,8 | | |

Die tropischen Gewässer sind in den Oberschichten wärmer als in den unteren. Tabelle 2 gibt die zu gewissen Zeiten gefundenen Werte.

2.

| Guinea-Strom | | Südatlant. Ozean 30° Breite | Mittelmeer | |
|---|---|---|---|---|
| Tiefe | Temperatur | Temperatur | Tiefe | Temperatur |
| 0 | 26,6° C | 19,5° C | 50 | 18,4° C |
| 50 | 22,7° C | 18,0° C | 100 | 15,3° C |
| 100 | 14,5° C | 17,3° C | 150 | 14,1° C |
| 150 | 13,3° C | 15,8° C | 200 | 14,0° C |
| 200 | 12,3° C | 14,4° C | 300 | 13,8° C |
| 400 | 9,3° C | 11,4° C | 500 | 13,9° C |
| 600 | 6,9° C | 7,7° C | 1000 | 13,5° C |
| 800 | 5,2° C | 5,4° C | | |
| 1000 | 4,8° C | 3,9° C | | |
| 1500 | 3,7° C | — | | |
| 2000 | — | 2,8° C | | |

Die temperierten Seen endlich sind solche, in welchen in Zusammenhang mit dem Klima der Umgebung ein starker Wechsel der Wasserwärme einsetzt, derart, daß im Sommer eine Steigerung, im Herbst und Winter eine Abnahme der Temperatur an der Oberfläche in die Erscheinung tritt. Damit in Zusammenhang treten die Vertikalströmungen in ihre Rechte, wie das früher schon (S. 249) erwähnt wurde. Hydrographische Einzelheiten hier zu behandeln ist unter Hinweis auf die verschiedenen Handbücher (Aufsess, Schott, Helland-Hansen u. a.) wie auf Minder, Pfenniger, Wesenberg-Lund, Lauterborn, Baudin u. a., welche hübsche Beispiele geben, endlich auf die Messungen unnötig, welche fast alle großen und kleinen Meeresexpeditionen mit Sorgfalt vorgenommen haben. Als Beispiel gebe ich die Tabelle 3, welche mir Auerbach für den Bodensee brieflich übermittelte.

3.

| Tiefen | 25. Juli 1921 | 18. Jan. 1922 | 19. April 1922 | 15. Juni 1922 | 29. Aug. 1922 | 13. Nov. 1922 | 27. Dez. 1922 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 m | 24,70° | 4,60° | 6,90° | 17,71° | 18,40° | 6,90° | 5,20° |
| 5 „ | 21,70° | 4,60° | 6,30° | 16,64° | 14,90° | 8,00° | 5,20° |
| 10 „ | 15,20° | 4,60° | 6,29° | 13,55° | 13,21° | 8,00° | 5,18° |
| 15 „ | 11,70° | 4,60° | 6,20° | 8,45° | 12,50° | 8,00° | 5,18° |
| 20 „ | 8,90° | 4,60° | 5,95° | 6,33° | 12,00° | 8,00° | 5,16° |
| 35 „ | 6,20° | 4,60° | 5,45° | 5,20° | 6,59° | 6,95° | 5,16° |
| 50 „ | 5,30° | 4,60° | 5,45° | 4,82° | 6,30° | 6,20° | 5,08° |
| 100 „ | 4,50° | 4,55° | — | 4,41° | 4,51° | 4,65° | 4,80° |
| 150 „ | 4,50° | — | — | 4,25° | — | — | — |
| 200 „ | 4,50° | — | — | 180 m 4,25° | — | — | — |
| 250 „ | 4,50° | — | — | — | — | — | — |

Das alles stimmt mit den Kurven überein, welche wir nach Birge und Juday schon auf S. 248 gaben.

Alle Zahlen und Kurven ergeben die Tatsache, daß fast überall von einer bestimmten Tiefe an die Temperaturschwankungen auf ein Minimum herabgehen, und daß die konstante Temperatur dort um 4° herum liegt. Allerdings kommen Abweichungen vor (z. B. im Mittelmeer).

Das charakteristische der temperierten Seen ist die im Sommer auftretende Sprungschicht, welche, wie schon mehrfach erwähnt (S. 239, 247), im Herbst verwischt wird, um im kommenden Sommer wieder zu erscheinen. Wie diese indirekt durch Änderungen in der chemischen Zusammensetzung des Wassers wirkt, haben wir auf S. 248 dargetan, und später wird noch zu zeigen sein, wie durch die Konvektionsströme die vom Licht bedingte Schichtung der Planktonten einer gewaltigen Änderung anheimfällt. Auch sonst ist eine Erörterung der Temperaturwirkungen in anderen Kapiteln des Buches (z. B. in dem über Strömungen) bereits erfolgt, deshalb fällt dieser Abschnitt vielleicht etwas mager aus.

Wie wirken nun die geschilderten Wärmedifferenzen auf die Vertikal-Verteilung der Algen?

Für die festsitzenden Algen des Golfes von Neapel reichen nach Berthold die Temperatur-Unterschiede nicht aus, um einen wesentlichen Einfluß auf die vertikale Anordnung auszuüben; denn eine große Menge derselben wird in allen überhaupt zugänglichen Tiefen gefunden. Dasselbe gilt für die Polarmeere nach Kjellman u. a., und das wird niemanden verwundern, der auf die Tabelle 2 S. 353 schaut. Wenn an Grönlands Küsten im Sommer die Temperatur auf + 3 bis 5° an der Oberfläche steigt, so wirkt auch das kaum auf die Verteilung. In den norwegischen Ge-

wässern, in der Ostsee usw. (Mohn, Gran, Hjort, Nordgaard u. a.) machen sich im Sommer starke Temperaturschwankungen an der Oberfläche und bis zu 50 m Tiefe in ähnlicher Weise bemerkbar wie im Bodensee usw. Es wäre durchaus verständlich und wahrscheinlich, daß in den genannten Abschnitten gewisse Formen sich von der wechselvollen, hoch temperierten Oberfläche in gleichmäßig kühlere Tiefen zurückziehen, und es mag umgekehrt Algen geben, welche die größere Wärme in solchem Falle aufsuchen. Aber es ist in dieser Richtung für das Benthos wenig erwiesen.

Immerhin will ich an einiges erinnern. In der Ostsee wie im Skagerrak usw. ist die von Kjellman als Furcellaria-Formation (S. 268) bezeichnete Gruppe von Algen während des November-Februar in vortrefflicher Entwicklung; während dieser Zeit sproßt bei einer Temperatur, die 4° sicher nicht übersteigt, z. B. Delesseria sanguinea in der üppigsten Weise (s. Oltmanns). Auch Porphyra nebst Dumontia wird nach Kjellman Ende Dezember und Anfang Januar im Skagerrak in guter Entwicklung angetroffen.

Sie ziehen sich wohl alle im Sommer vor der Wärme zurück und vermeiden im Winter das Erfrieren.

Im Gegensatz zu jenen Arten erscheinen Nemalion, Mesogloea, die vorerwähnten Trailliellen u. a. wie auch Kjellman betont, im Norden (Ostsee, Skagerrak usw.) stets als Sommerformationen im August nahe der Oberfläche. Sie scheinen wärmebedürftig und kälteempfindlich zu sein. Eben deswegen müssen sie im Winter in die Tiefe steigen oder sie könnten Basalscheiben usw. haben, die weniger empfindlich die kalten Zeiten überdauern.

Das Vorkommen der Laminarien in der Tiefe der Ostsee könnte auch zum Teil eine Temperaturfrage sein, doch ist hier so wenig erwiesen wie bezüglich der vertikalen Verteilung der Süßwasseralgen.

Wie die auf bestimmten Salzgehalt angewiesenen Algen in die schwereren Tiefenwässer hinabsteigen, so folgen nicht wenige Planktonten der Temperatur. Trichodesmium bleibt immer an der Oberfläche, Diatomeen gehen gern in kühlere Tiefen, Pontosphaera lebt im kühlen Wasser des Nordens und Südens in den obersten 50 m, in den Tropen steigt sie auf 100 m hinab. Leder fand im Golf von Triest das Winterplankton im Januar und Februar an der Oberfläche, im Mai aber bei 10 m Tiefe usf. usf. Nicht wenige Diatomeen der Hochgebirgsseen sind Tiefenformen in den subalpinen Seen. Auch das dürfte eine Temperaturfrage sein. Viele hierher gehörigen Tatsachen finden besser ihre Erörterung im folgenden Kapitel.

## b) Das Optimum.

### *α*) Benthos.

Es ist für mich kaum ein Zweifel, daß eine große Anzahl von Algen der nördlichen Breiten und der gemäßigten Zonen an nicht sehr hohe Wärmegrade angepaßt sind.

Alle Kulturen lassen sich am besten bei niederer Temperatur anstellen, und wenn man einmal unsere Gräben, Bäche und Flüsse betrachtet, so sind es besonders die Frühlingszeiten, unmittelbar nach der Schnee- und Eisschmelze, in welchen zahlreiche Diatomeen ev. Desmidiaceen, dann Ulothrix, Vaucheria, Draparnaldien, Batrachospermen usw. auftauchen. Die Wassertemperaturen bewegen sich um diese Zeit meistens zwischen 0° und 5°, erst später steigen sie auf höhere Werte. Niedere Temperaturen (1—2°) hemmen nach Kraus u. a. die Schwärmerbildung bei Ulothrix nicht. Auch

in der See gedeihen viele Algen in der kälteren Jahreszeit. Schwankungen freilich sind durchaus nicht immer schädlich.

In den Kulturen, die ja fast niemals in besonders großen Gefäßen angestellt werden, nehmen die Algen stets rasch die Zimmertemperatur an und folgen den Hebungen und Senkungen derselben ohne Schaden zu leiden. So erwärmte sich Fucus von 11° am Morgen auf 21,5° über Mittag, um abends wieder auf 13,5° abzukühlen. Auch Polysiphonia nigrescens ertrug 25° bei ziemlich rascher Erwärmung, und ähnliche Erfahrungen kann man leicht an Mittelmeeralgen in der Neapler Station machen.

Die Algen der Tümpel und Gräben, der Schlenken, Regenpfützen, Felslöcher usw. müssen recht hohe Erwärmung über sich ergehen lassen; die kleinen Wasserquantitäten solcher Orte werden ja recht erheblich erwärmt, wenn die Sonne auf sie hernieder brennt, und diese wirkt natürlich noch mehr auf die Dauerstadien, welche nach dem Austrocknen solcher Lokalitäten übrig geblieben sind.

Umgekehrt tritt eine starke Abkühlung im Winter ein. Rabanus und Buchheim maßen in Schlenken eines Schwarzwaldmoores über Winter 0° und in der Zeit, in welcher den Dingen schwer beizukommen war, mag die Temperatur noch geringer gewesen sein. Im Sommer stieg die Wasserwärme über Tag auf etwa 32°, sank dann in der Nacht auf 6°, das ergab eine Beobachtung, welche im Juni ununterbrochen durchgeführt wurde. Gelegentliche Messungen bestätigten die Befunde an ähnlichen Torflöchern. In diesen finden sich nun das ganze Jahr über nach Rabanus zahlreiche Desmidiaceen; sie können im Winter aus dem Eise herausgehackt werden und im Sommer lassen sie sich in ebenso großer Menge aus dem brühwarmen Wasser schöpfen. Mag auch der Unterschied der Vegetation zwischen Winter und Sommer nicht überall an entsprechenden Orten so gering sein (s. z. B. Steinecke), so sind unsere Seen und Tümpel über Winter niemals tot; auch Lakowitz, Gistl und Cornu konnten allerlei Formen unter dem Eise lebend hervorholen, z. B. Hydrodictyon, Haematococcus u. a.

Mir scheint, die Algen kleiner Wasserbehälter seien an den Temperaturwechsel, der ihrer wartet, angepaßt, andere aber verlangen gewiß konstantere Wärmegrade. Das ergibt sich aus den Notizen von Fritsch über tropische Süßwasseralgen (s. a. Mc. Caughey). Ganz wie in den Thermalwässern, besetzen Cyanophyceen die wärmsten Gräben, Tümpel und Seen der Ebene. In diesen gedeihen auch noch Grünalgen, freilich in eigenartiger Auswahl. Spirogyren sind reichlich, andere Zygnemaceen kaum vertreten. Faden-Desmidiaceen überwiegen weitaus die anderen Vertreter dieser Gruppe. Von Oedogonien kommen nur die schmalen Arten vor; die breiten gehören kühleren Regionen an. Vaucherien sind sehr spärlich; reichlich dagegen finden sich Arten der Gattung Pithophora, die für warme Tropengewässer geradezu charakteristisch ist (s. a. Ernst). Ihre nächste Verwandte, Cladophora, sendet keine Art in die wärmsten Bezirke, kommt aber mit Ulothrix u. a. in kühleren Bergwässern der Tropen vor. Sie leben also ganz ähnlich wie die entsprechenden Arten bei uns. Mögen sie auch bewegtes Wasser aus anderen Gründen verlangen, sicher ist, daß die fließenden Bergwässer ihnen eine Umgebung von der niederen Temperatur bringen, die sie wünschen. Rabanus fand die Ulothrix-Bestände der Dreisam bei Freiburg in starker Abhängigkeit von der Temperatur. Stieg diese über 17°, so verschwanden alle Ulothrix in kurzer Zeit, sank sie unter dieses Maß, so erschienen sie alsbald wieder. Leider liegen bislang nur wenige genauere Messungen dieser Art vor.

Fast noch mehr als bei den Algen des süßen Wassers tritt bei denen des Meeres eine Abstimmung auf bestimmte Temperaturen hervor.

In der Adria beginnt eine Porphyra-Art erst mit 12°, Chondria clavellosa mit 14° Wasserwärme ihr Wachstum (SCHILLER), umgekehrt gingen anläßlich einer starken Bora nach TECHET Dictyota, Dictyopteris, Cystosira abrotanifolia, Nitophyllum punctatum im Golf von Triest bei — 10° zugrunde. Minder empfindliche Arten (Gigartina acicularis, Cystosira barbata, Valonia utricularis u. a.) blieben aber nach SCHILLER in salzigen Gräben und Tümpeln bei Triest unter dem Eise am Leben. Temperaturangaben fehlen. Der hohe Salzgehalt mag einen Schutz gewährt haben.

Das alles erinnert an die Vorgänge in den Polarmeeren.

In den Kanälen zwischen den Eisschollen leben und wachsen zahlreiche Diatomeen, und nicht wenige von ihnen frieren im Eise ein, um bei späterem Auftauen (S. 288) ihr Wachstum fortzusetzen. Sie ruhen im Eise als Sporen (Chaetoceras) oder als vegetative Zellen.

Ganz allgemein verlangen natürlich die Polaralgen niedere Wärmegrade; besonders KJELLMAN weist darauf hin, daß sich bei halbwegs konstanter Temperatur von etwa 2° unter Null an zahlreichen Orten eine üppige Algenvegetation entwickle und dauernd wachse. In der Antarctis ist es ähnlich. SKOTTSBERG fand z. B. die Dundee-Straße 7—8 Monate mit Eis bedeckt. Trotzdem lebt hier eine reiche Algenvegetation. Die Wassertemperatur bleibt natürlich das ganze Jahr über sehr niedrig, wohl auch nur wenige Grade über Null im günstigsten Fall. Vorübergehend halten diese Tange noch viel niedrigere Temperaturen aus, denn wenn ein Teil derselben bei Ebbe bloßliegt, sind sie Kältegraden von 20—30° ausgesetzt.

Manche Tange dringen in die wärmeren Meeresabschnitte ein nach Maßgabe der Fähigkeit, höhere Temperaturen zu ertragen, und diese ist recht verschieden. SETCHELL sagt, die Lessonien verlangen „strictly cold water"; sie halten sich stets innerhalb 10°-Isotherme für den Sommer. Laminarieae, Agareae, Alarieae gehen über diese Grenze bald mehr bald weniger hinaus, gelangen aber höchstens auf die 20°-Linie. Macrocystis dagegen ist unempfindlicher, sie gedeiht an allen Orten, deren durchschnittliche Sommerwärme zwischen 5° und 25° liegt.

Den verschiedenen Anforderungen an die Wärme gemäß, gruppieren sich an der amerikanischen Westküste die Algen etwa in folgender Weise. Die nordboreale Gruppe mit Thalassiophyllum u. a. reicht nach Süden bis zur Isocryme von 5°, zur Isothere von 10°; die südborealen Arten: Laminarien der saccharina- und digitata-Gruppe, Alaria fistulosa, Rhodymenia u. a. gehen südwärts bis zur 10°- bzw. 15°-Grenze. Nun folgen die nördlich temperierten Formen: Nereocystis, einige Laminarien, Egregia Menziesii usw. bis hinab zu 15° bzw. 20°. An sie schließt die subtropische Zone mit Eisenia, Pelagophycus, Egregia-Arten bis zur Linie von 20° bzw. 25°, und diese geht dann über in die tropische Region, in welcher Sargassen, Dictyotaceen usw. vorherrschen (SETCHELL).

Für die Ostküste Nordamerikas hat schon FARLOW angegeben, daß Cap Cod eine scharfe Grenze in der Algenvegetation bilde. Nördlich von ihm treten nordische Arten in großer Zahl auf, während bis zu diesem Punkt südliche Formen in Mengen vordringen. Die Grenze ist so scharf, daß die Floren von Massachussets Bay und von Buzzards Bay radikal verschieden sind, obwohl sie nur wenige Meilen voneinander liegen.

Der kalte Labradorstrom beeinflußt die nördlichen, der Golfstrom die südlichen Gebiete, und so ist besonders klar, daß hier nicht das Licht

sondern die Wärme die Zusammensetzung der Algenwelt diktiert. FARLOW selbst gibt ein hübsches Beispiel dafür. Bei Gloucester finden sich in einem kleinen abgeschlossenen Meeresabschnitt, der sich leicht erwärmt, nicht wenige südliche Typen, obwohl an den freien Küsten nur boreale Arten nachweisbar sind.

In Buzzards Bay wenig südlich von Cap Cod gibt es nach DAVIS Abschnitte, welche im Sommer aus verschiedenen Gründen ziemlich niedrige Temperaturen aufweisen, während sich an anderen nahe gelegenen Orten das Wasser stärker erwärmt. Im kälteren Wasser bei einem Maximum von ca. 16° finden sich Chaetomorpha melagonium, Laminaria digitata, Plumaria elegans, Rhodomela subfusca, Actinococcus peltaeformis, Gymnogongrus norvegicus, Euthora cristata, Lomentaria rosea, Rhodymenia palmata, Delesseria sinuosa.

Das sind nordische Arten, deren Optimum bei 10—12° liegen mag. Dagegen treten in warmem Wasser mit einem Maximum von 22—23° und einem Optimum von 16° die folgenden Formen auf: Cladostephus verticillatus, Sargassum bacciferum, Sargassum Filipendula, Antithamnion cruciatum, Seirospora Griffithsiana, Spermothamnion Turneri. Das alles sind südliche Spezies und der Kontrast tritt auch für den Laien hervor, wenn man die nordische Laminaria dem südlichen Sargassum gegenüberstellt.

Nicht für alle Gebiete liegen mir ebenso ausführliche Angaben vor; immerhin, wenn an den durch den Golfstrom erwärmten norwegischen Küsten eine andere Zusammensetzung der Flora gefunden wird als an den kalten Gestaden der Polarländer, so wirkt dabei ebenfalls, wie KJELLMAN zeigt, die Temperatur mit.

Auch im Plankton machen sich natürlich deren Wirkungen bemerkbar. SCHÜTT wie GRAN weisen darauf hin, daß kaltes nordisches und warmes tropisches Wasser eine ganz verschiedene Schwebeflora mit sich führen, die auch dort, wo die Strömungen sich berühren, nicht ohne weiteres dauernd ineinander übergehen, obwohl dort ja in beiden Anteilen die Beleuchtung dieselbe ist, z. B. ist Phaeocystis Poucheti eine für höhere Temperaturen ungemein empfindliche Kaltwasserform, während Phaeocystis globosa stets dem warmen Wasser angehört.

Ein Seitenstück dazu ist es, wenn Macrocystis, von kalten Strömungen getragen, wärmere Meere passiert [SETCHELL].

Wir sprachen von Kälte liebenden Algen mehr als von denen, welche die Wärme suchen, weil über erstere mehr bekannt ist. Klar ist aber schon nach dem Gesagten: wie es Tange gibt, welche auf die Kälte des Nordens abgestimmt sind, gibt es andere, welche nur mit der Wärme des Südens auskommen. Das sind die schon genannten Sargassen und Dictyotaceen, wohl auch viele Sphacelarien, vor allem aber die vertizillierten Siphonocladiaceen, die Siphoneen mit verflachten Fäden usw. und nicht zuletzt eine große Zahl von Florideen, die aufzuzählen ganz unmöglich ist. Das umsoweniger, als diese Frage in den Tropen kaum ausgiebig studiert worden sind.

### β) **Plankton.**

Die Planktonten zeigen grundsätzlich dieselben Erscheinungen.

Fast alle Meeresexpeditionen haben beobachtet und LOHMANN hat ganz besonders hervorgehoben, daß die kalten und kühlen Gewässer sehr viel mehr Plankton enthalten als die tropisch-warmen. Im kühlen Wasser

des Atlantischen Ozeans wird fast zehnmal soviel Plankton gefunden wie im warmen. Lohmann zählte in einem Liter an Diatomeen:

| bei ca. 25° | 15—20° | unter 10° |
|---|---|---|
| 310 | 13434 | 14802. |

Natürlich sind an den Massenproduktionen die verschiedenen Arten ganz verschieden beteiligt. Lohmann sagt: „In dem kühlen Wasser des Nordens wie des Südens treten zu den Peridineen und Coccolithophoriden die (in den Kurven) meist steile Gipfel bildenden Massen der Diatomeen, Cryptomonadinen, nackten Chrysomonadinen und Zooflagellaten. Im Guineastrom und den anschließenden Teilen beider Stromgebiete dagegen gesellen sich zu jenen Familien die Trichodesmien und Eugleniden, während in den Zwischengebieten fast die ganze Bevölkerung aus Peridineen und Coccolithophoriden allein gebildet wird und die anderen Organismengruppen völlig zurücktreten."

Dieses Bild wird vervollständigt durch das, was bereits in einem früheren Abschnitt (S. 290) über die Bestandteile der großen Meeresströme gesagt wurde; die Sache mag noch etwas weiter erläutert werden.

Nach Lohmann gehen Trichodesmium, verschiedene Syracosphaera-Arten usw. nur in warmes (25°) Wasser; zumal das erstere hält sich stets an dieses, mögen auch andere Faktoren stark schwanken.

Im kühlen Wasser allein (15—20°) finden sich:

nackte Chrysomonadinen
Chaetoceras
Thalassiosira nana
Bakteriastrum varians u. a.

Daneben gibt es dann Arten, welche mehr oder weniger stark aus dem kühlen in das warme Wasser oder umgekehrt hinüber wechseln.

Auf die Maßeinheit fanden sich folgende Individuenzahlen:

| | kühles Wasser | warmes Wasser |
|---|---|---|
| Exuviaella | 1360 | 50 |
| Nitschia seriata | 911 | 114 |
| Coscinodiscus | 51 | 11 |
| Coccolithophora | 7 | 25 |
| Rhabdosphaera hispida | 315 | 316 |

Solche Formen führen dann hinüber zu denjenigen, welchen Wärmeunterschiede weitgehend gleichgültig sind.

Karsten nennt als ubiquitär:

Rhizosolenia styliformis
Coscinodiscus excentricus
Halosphaera viridis (?)

Lohmann nennt als relativ indifferente Formen:

Calyptrosphaera oblonga
Coccolithophora fragilis
Syracosphaera dentata

und zeichnet uns die Kurve der Fig. 725, aus welcher sofort hervorgeht, daß sich Calyptrosphaera oblonga an der Oberfläche hält, ohne Rücksicht auf die herrschenden Temperaturen. Gemäß dem Wärmebedürfnis muß die Gruppierung am „Standort" Platz greifen.

Karsten nennt aus dem kühlen Wasser des Atlantik und der angrenzenden Meere:

Chaetoceras criophilum
Thalassiothrix antarctica
Ceratium fusus
Rhizosolenia stricta
Coscinodiscus varians
Chaetoceras decipiens.

Den tropisch-äquatorialen Gebieten gehören unter vielen anderen an:

Goßleriella tropica
Antelminellia gigas
Rhizosolenia Castracanei
Amphisolenia palmata
Ceratium palmatum
Rhizosolenia squamosa
Chaetoceras sumatranum
Trichodesmium contortum
Ornithocercus splendidus
Ceratium tripos vultur
viele Peridineen.

Arten, welche in Gebieten von verschiedener Wärme vorkommen, zeigen durch ihre Zahl an, welche Temperatur ihnen mehr zusagt. So findet

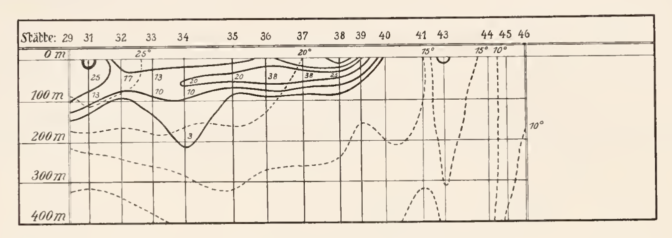



Fig. 725 n. Lohmann. Verteilung von *Calyptrosphaera oblonga* im Brasilstrom.

Lohmann von Pontosphaera im Falklandstrom 10000 Zellen im Liter, in den Tropen nur 2000. Den Übertritt aus kühlem in warmes Wasser schilderten wir schon auf S. 291. Auch die Verteilung auf den Querschnitt der Strömungen, wie wir sie in Fig. 677 auf S. 291 abbildeten, ist durch die Temperatur beeinflußt. Auf der einen Seite des großen Zirkelstromes wurde eine Wärme von 20° abgelesen; diese wird von den fraglichen Organismen gemieden; sie suchen das kühlere Wasser auf der entgegengesetzten Seite auf.

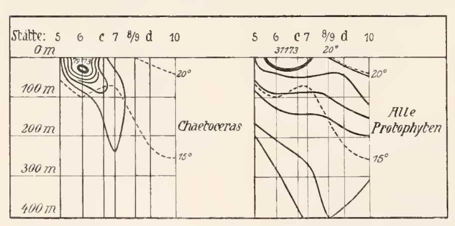



Fig 726 n. Lohmann. Querschnitte durch den Golfstrom zeigen die Verbreitung 1. von *Chaetoceras*, 2. von allen Protophyten zusammen in Abhängigkeit von der Wasserwärme.

In Fig. 726 zeichnet uns Lohmann weitere Zusammenhänge zwischen Temperatur und Plankton-Verteilung. Nimmt man alle Protophyten zusammen, so sieht man, daß sie sich in den Tropen vorzugsweise zwischen 15° und 20° entwickeln. Ebenso liegt der Kern der Volksmassen von Chaetoceras zwischen diesen Temperaturen. Eine genaue Coincidenz wird man freilich nicht erwarten.

Viele Diatomeen sind gegen hohe Temperaturen empfindlich, deshalb treten charakterische Formen des Falklandstromes nicht in den Brasilstrom über; nur die Corethron-Arten sind dazu befähigt. Dabei sind sie durchaus nicht in gleicher Weise wärmebedürftig, denn aus der Fig. 727 ergibt sich, daß

Corethron inerme auf 15°
und Corethron Valdiviae auf 10°
abgestimmt ist.

Die beiden Arten schließen sich also in ihrer Verbreitung aus. Dasselbe tun Calyptrosphaera oblonga und Pontosphaera Huxleyi.

Ferner berichtet OSTENFELD von den beiden Phaeocystis-Spezies, sie sind auffallend stenotherm.

Ph. Poucheti hat sein Minimum bei 1,0°, Optimum bei 6°, Maximum bei 11,6°. Ph. globosa hat sein Minimum bei 6,3°, Optimum bei 8,6°, Maximum bei 16,7°. Erstere ist die nördlichere, letztere die südlichere Form (s. oben).

WESENBERG-LUND gibt uns in dankenswerter Weise eine Übersicht über die in verschieden temperierten Seen vorkommenden Planktonten.

In den arktischen Seen fehlen blaugrüne Algen fast ganz. Diatomeen herrschen vor. Besonders treten Tabellaria und Melosira in ungeheurer Menge auf. Desmidiaceen sind ziemlich reichlich am Boden der Gewässer, Chlorophyceen und Flagellaten treten im allgemeinen zurück; nur Dinobryon findet sich in reicher Fülle.

In den nordeuropäischen Seen sind blaugrüne Algen nicht häufig; immerhin können sie gelegentlich eine Wasserblüte bilden. Die Diatomeen treten weitaus in den Vordergrund. Tabellaria fenestrata und

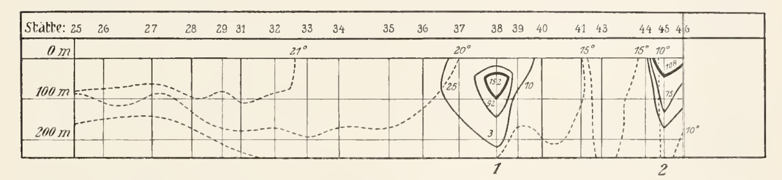



Fig. 727 n. LOHMANN. Verteilung von *Corethron inerme (1)* und *Corethron Valdiviae (2)* im Brasil- und Falklandstrom.

Tabellaria flocculosa sind besonders häufig; erhebliche Maxima werden auch von Asterionella und Melosira gebildet, während Fragilaria fast ganz fehlt. Daneben sind neritische Formen reichlich vertreten. Desmidiaceen bilden charakteristische Bestandteile. Grüne Algen sind nicht selten; aber es gibt nur wenig pelagische Formen, nämlich: Sphaerocystis Schroeteri, Botryococcus Braunii, Nephrocytium Agardhianum, dazu Oocystis und Stichogloea. Neben den Diatomeen bilden den Grundstock des Planktons Flagellaten wie Ceratium hirundinella und Dinobryon.

Gehen wir weiter nach Süden zu den Seen des baltischen Gebietes, so treten in diesen die Cyanophyceen so gewaltig in den Vordergrund, daß sie häufig Wasserblüten bilden. Neben ihnen stehen fast ebenbürtig Fragilaria crotonensis, Asterionella und Melosira, während Tabellaria und Cyclotella selten sind. Zahlreiche Protococcoideen bilden ein besonderes Kennzeichen dieser Gebiete.

Die Seen am Fuße der Alpen lassen die blaugrünen Algen wieder erheblich zurücktreten. Eine Wasserblüte bilden sie sehr selten. Unter den Diatomeen sind die Cyclotellen die Hauptvertreter. Melosira tritt zurück, Tabellaria ist gemein. Chlorophyceen sind wenig, nur Sphaerocystis und Botryococcus treten ausgiebig in die Erscheinung, Desmidiaceen sind wenig; den Hauptanteil an der Flagellatenflora hat Dinobryon.

Die hochalpinen Seen sind arm an Plankton; eine Wasserblüte gibt es nicht. Die pflanzliche Schwebeflora wird fast ausschließlich von Asterionella, Fragilaria, Melosira, Tabellaria, Ceratium und Dinobryon gebildet. Chlorophyceen fehlen nach STEINER in den hochgelegenen Seen der Faulhornkette gänzlich.

## c) Extreme Temperaturen.

### α) Die untere Grenze.

Gute Laboratoriumsversuche über die Einwirkung verschiedener Temperaturen auf die Algen liegen nur in geringem Umfange vor.

RICHTER prüfte seine Nitschia putrida auch nach dieser Richtung. Die Diatomee lebt noch bei —11° und bei + 30°; das Optimum aber ist auf 24—25° festzusetzen. Schon bei 10° ist das Wachstum erheblich verlangsamt.

MOLISCH stellte Versuche über das Erfrieren einiger Tange an, welche im wesentlichen das für höhere Pflanzen bekannte Resultat ergaben. KYLIN hat diese Befunde wesentlich erweitert und gezeigt, daß sich die Algen der schwedischen Küste gegen niedere Wärmegrade sehr verschieden verhalten. Trailliella geht schon bei —2,9° zugrunde, Delesseria sanguinea verträgt —4° kaum noch. Junge Laminaria saccharina geht in —5,7° zugrunde, alte erst in —16,8°; Laminaria digitata hat —10,7° als Tötungstemperatur, während Bangia, Porphyra, Enteromorpha und die nordischen Fucaceen 18 bis 20° unter Null glatt aushalten. Das Erfrieren setzt die Bildung von Eis voraus, dieses aber erscheint nur auf der Oberfläche der Algen. Auch nach KYLIN ist der Tod durch Wasserentziehung bedingt.

Der Gehalt an Zucker war bei allen untersuchten Algen im Winter und Sommer gleich. Diese Stoffe können hier also nicht für etwaige Frosthärte verantwortlich gemacht werden.

Ältere Versuche von GÖPPERT und EWART ergaben ähnliches; z. B. starben Spirogyra crassa u. a., als in einer Nacht die Temperatur des Kulturwassers von 20° auf 0° sank. Vaucheria sessilis, Cladophora, Nitella und Charen gingen bei —2° bis —5° zugrunde, Desmidien und Diatomeen bei —8° bis —10°, andere Diatomeen freilich waren widerstandsfähiger (GÖPPERT), ebenso Protococcen, Scenedesmen u. a. Die Angaben beziehen sich auf vegetative, nicht auf Dauerzellen der angeführten Algen. WIESLOUCH konnte Stichococcus auf 25° und mehr abkühlen, es blieben noch immer einige Zellen am Leben. Mastigocladus hielt nach LÖWENSTEIN noch —19,3° aus. Nach TEODORESCO vertragen die Zoosporen der Dunaliella bis zu 30°. Es handelt sich aber hier um eine Salzalge, bei der es in der konzentrierten Lösung, in der sie lebt, kaum zur Eisbildung kommen dürfte. Andere Algen bzw. deren Schwärmer waren nach demselben Verfasser empfindlicher. Gonium blieb bei —9° einige Stunden am Leben, Cymbella bei —7°; Chlamydomonas ging nach DESROCHE bei Abkühlung unter 18° zugrunde usw.

Ich kann nicht sagen, daß mich alle die letztgenannten Versuche sehr befriedigten.

KYLINS obige Angaben werden durch seine Beobachtungen an Algen ergänzt, welche an den nordischen Küsten im Winter bei niedrigem Wasserstand frei liegen.

Trailliella, Ceramium rubrum, im Sommer in der Litoralregion häufig, färben sich nach einer kalten Winternacht mennigrot, ein Zeichen, daß sie erfroren sind und im Winter auf die obersten Regionen (bis zu 0,6 m

Tiefe) verzichten müssen. Auch junge Laminarien erfrieren in dieser Zone; deshalb findet man die eigentlichen Bestände derselben erst in größerer Tiefe. Litorale Formen wie die Fucaceen, Bangiaceen, Enteromorphen usw. können auch im Winter ohne Schaden vom Wasser entblößt werden.

Das führt hinüber zu den eigenartigen Algen des Eises und der Firnfelder, die sowohl in polaren Regionen als auch in den Hochgebirgen aller Kontinente den sogenannten roten Schnee hervorrufen, gelegentlich auch andere Färbungen bedingen, die Alpinisten und Polarfahrern lange bekannt sind. Berggren, Chodat, v. Lagerheim, Wittrock, Boldt, Ray, Simony, Rostafinsky, Wille, Gain, Suchlandt zählen etwa 50 Arten auf, unter welchen Chlamydomonaden die Hauptrolle spielen dürften. Sphaerella nivalis Sommerf. ist die häufigste, mit ihr wären nach Chodats allerdings noch zu beweisender Meinung Lagerheims Chlamydomonas asterosperma, Chl. nivalis usw. identisch. Zu ihnen gesellt sich häufig eine kleine Desmidiacee: Ancylonema Nordenskiöldii Berggr., einige Rhaphidien, kugelige Protococcoideen usw. Rhaphidium u. a. bleiben grün, Ancylonema hat einen intensiv blauvioletten Zellsaft, während die Chlamydomonaden ein ungeheures Quantum von Hämatochrom führen. Dinoflagellaten sind ähnlich (Suchlandt).

Soviel ich sehe, befindet sich Sphaerella gewöhnlich in einem unbeweglichen Stadium und kann sich auch in diesem vermehren, wie das bei der Gruppe ja nicht selten ist. Wenn aber der Schnee auch nur in Spuren schmilzt, werden die Zellen nach Chodat lebhaft im Schmelzwasser beweglich. Hohe Temperaturen ertragen sie nicht, schon bei + 4° wird die Bewegung sistiert.

Die Schneealgen können sicher bei kaltem, trockenem Wetter durch Wind verbreitet werden; wie sie aber ursprünglich auf das Eis gelangten, ist nicht klar, vielleicht leiten sie sich von Formen her, die einstmals in ähnlicher Weise einfroren oder einschneiten wie die polaren Diatomeen, deren wir S. 288 Erwähnung taten. Wie an verschiedenen Orten Florideen ins Süßwasser drangen, so können sehr wohl kleine Algen an den verschiedensten Orten selbständig auf den Schnee gewandert sein. Man braucht, wie auch Chodat betont, nicht anzunehmen, daß die nivalen Algen mit Gletschern überallhin gelangt sind.

### β) Die obere Grenze.

Nach Miquel gehen die Diatomeen bei 42—45°, Grünalgen bei etwa 30—31° zugrunde, das Optimum liegt bei allen natürlich tiefer. Das Maximum für Vaucheria bestimmte Klebs mit 33°. In den Versuchen von Ayres ging Ceramium tenuissimum nach 320 Minuten zugrunde, wenn es eine halbe Stunde bei 28° verweilt hatte. Eine Temperatur von 38° führte schon nach 7—10 Minuten den Tod herbei.

Über die Abhängigkeit der Zoosporenbildung von der Wärme ist auf S. 150 berichtet worden, ebenso über die geschlechtliche Fortpflanzung; ich erinnere daran, daß Knieps Fucus in Temperaturen von 30° an seine Befruchtungsfähigkeit völlig einbüßte, usw.

Am Standort müssen Nemalion, Bangia, Pelvetia usw., kurz die Algen der Spritzzone, von den direkten Sonnenstrahlen, ohne Schaden zu leiden, erwärmt werden. Sie gleichen also in gewissem Sinne den epiphytischen Luftalgen der Tropen.

Dasselbe gilt von den auf den Riffen Ceylons bei Ebbe freiliegenden Algen (Svedelius), für die Lithothamnien der Tropen, welche nach Weber

van Bosse oft stundenlang frei in der Sonne liegen und nicht minder für die Tange, welche in Felslöchern zwar von Wasser bedeckt bleiben, aber in den kleinen Räumen halber gekocht werden.

Das Extrem in dieser Richtung sind die Algen warmer Quellen, über welche Cohn, Weed, Schnetzler, Hansgirg, Archer, Rein, Löwenstein, Vouk, Kubart, Elenkin, Ström, Roddy, Bohlin, Comère berichtet haben. Es handelt sich in erster Linie um Cyanophyceen, dann um Diatomeen und um grüne Fadenalgen. Nach Rein ertragen die letzteren 59°, die Diatomeen nach Schnetzler 54—60°, nach West sogar bis 94° usw. Konsequente Versuche liegen nur von Löwenstein vor, der nachwies, daß Mastigocladus (Cyanophycee) an den heißen Quellen bei ca. 50° lebt und wächst. Die Pflanze muß sich aber offenbar erst an diese Temperaturen gewöhnen, denn wenn die Pflänzchen längere Zeit in niederen Wärmegraden (5—8°) oder bei „Zimmertemperatur" gehalten werden, sind sie nicht ohne weiteres mehr imstande, dauernd in hoher Wärme zu leben.

Beobachtungen von Vouk ergänzen das Bild in willkommener Weise. In den Thermalquellen Kroatiens finden sich in Wässern, die mehr als 35° messen, nur Cyanophyceen, allerdings recht reichlich; unterhalb dieser Temperatur, bei 28—35° aber, ist eine ausgiebige Vegetation von Nitellen, Spirogyren, Cladophoraceen, Oedogonien nachzuweisen, unter welche sich gelegentlich Chantransia chalybaea, sowie Closterien und andere Desmidiaceen mengen.

---

Worauf im einzelnen die Empfindlichkeit gegen Wärme und Kälte beruhe, ist nicht zu sagen. Vielleicht gibt Stahl einigen Aufschluß. Er sieht in den Farben der Algen nicht allein ein Mittel für die Photosynthese, sondern schreibt ihnen auch Wärmeabsorption zu; denn als er in einen Rasen von Batrachospermum ein Thermometer brachte, stieg dieses auf 16,6°, während das umgebende Wasser nur 14° zeigte. Batrachospermum, Lemanea, Cyanophyceen kommen im ersten Frühjahr in dem kalten Wasser fließender Bäche vor. Nach Stahl sind sie dazu befähigt, weil sie durch Absorption von Wärme ihre Zellen auf höhere Temperaturen bringen, als das sie umgebende Wasser. Die Algen machen gegen den Sommer hin grünen Formen Platz, weil sie um diese Jahreszeit unter zu starker Wärmeabsorption leiden, während den grünen Algen die Fähigkeit zur Absorption von Wärmestrahlen weniger eigen ist.

In einigen Versuchen, in welchen Batrachospermum im Dunklen einer höheren Temperatur ausgesetzt wurde, färbte sich dasselbe in kurzer Zeit rot. Stahl verwendet dies allerdings noch zu kontrollierende Ergebnis, um daraus auch die Färbung mancher Meeresalgen zu erklären. Die roten und blauen Farbstoffe werden bei Kälte vermehrt, bei Wärme aber rückgebildet, und so sieht er in dem vielfach erwähnten Erblassen der Florideen, in dem auf S. 387 erwähnten Ergrünen von Gigartini Teedii und anderen Rotalgen eine Anpassung an hohe Temperaturen. Diese Gedanken sind zweifellos beachtenswert; als erwiesen kann ich sie noch nicht ansehen.

## 5. Das Licht.

### a) Das optische Verhalten der Gewässer.

Fast mehr als alle anderen Faktoren entscheidet naturgemäß das Licht über Verteilung und Verbreitung der Algen nicht bloß, sondern auch aller Wasserpflanzen. Aus dieser Erkenntnis entspringen schon früh Ver-

suche, Durchsichtigkeit und Farbe des Wassers zu bestimmen. Zunächst prüfte man, wie weit Licht in die Tiefe dringt.

Nach KRÜMMEL, der die Literatur sorgfältig zusammenstellte, reichen die ersten hierauf abzielenden Experimente in den Anfang des 19. Jahrhunderts zurück; einigermaßen konsequent haben aber erst SECCHI und CIALDI im Meere, FOREL in Süßwasserseen gearbeitet, ihnen sind andere gefolgt. Diese Autoren senkten weiße Scheiben ins Wasser hinab und beobachteten die Tiefen, bei welchen dieselben den Blicken des Beobachters entschwinden. Die so konstatierte „Sichttiefe" ergibt (natürlich verdoppelt) diejenige, bis zu welcher Strahlen hinabreichen, die für das menschliche Auge noch eben sichtbar sind.

Nach diesen Beobachtungen dringen derartige Strahlen im Mittelmeer vor Civita vecchia bis zu 90 m, in der Sargassosee ca. 120 m ein, im Genfer See gelangen sie bis auf 42 m und im Bodensee auf 23 m hinab. Doch hängen die Befunde natürlich von Trübungen ab, welche sich im Wasser finden, mögen diese nun von suspendierten Bodenpartikelchen herrühren oder von massenhaft auftretendem Plankton usw. Wegen der Anwesenheit suspendierter Teile gehen in Meerengen, Häfen usw. sichtbare Strahlen nur auf ca. 10 m und oft noch weniger hinab, und in Seen, die von großen Strömen durchflutet werden (Bodensee, Genfer See usw.), ist die Durchsichtigkeit in den Wintermonaten größer als im Sommer, weil in der warmen Jahreszeit durch Regen ausgiebige Mengen von Detritus aus den Gebirgen eingeführt werden.

Weitere Zahlen führe ich hier nicht an, denn fast alle Arbeiten über Meeresexpeditionen (z. B. MURRAY und HJORT, HELLAND-HANSEN) alle Berichte der Stationen am Süßwasser buchen solche Daten fast zu ausführlich.

Das Verfahren gibt naturgemäß nur Näherungswerte, deshalb hat man auf neuere und bessere Mittel gesonnen und naturgemäß fiel der Blick auf die photographische Platte. FOREL verwandte sie zuerst soviel ich weiß. Er brachte in besonderen Apparaten lichtempfindliche Platten oder Papiere nachts in das Wasser, ließ sie über Tag liegen und holte sie in der nächsten Nacht herauf. FOL und SARRASIN, später v. PETERSEN benutzten Apparate, in welchen die photographischen Platten verdeckt hinabgelassen, später aber automatisch aufgedeckt wurden. Auf diesem Wege ließ sich zeigen, daß Chlorsilberplatten im Bodensee bei 30 m im Sommer, bei 50 m im Winter noch eben Spuren der Belichtung aufwiesen. Im Genfer See ergaben sich 45 m für den Sommer und 110 m für den Winter. Sehr empfindliche Jod-Bromsilberplatten zeigten im gleichen See aber noch bei 200 m Lichtstrahlen an.

Bei Nizza dringt Licht nach FOL und SARRASIN bis zu 400 m vor, und bei Capri nach v. PETERSEN sogar bis 550 m.

Gegen dies photographische Verfahren lassen sich nicht bloß techniche Einwendungen erheben, sondern es muß vor allem betont werden, daß durch dieses nur die chemisch wirksamen Strahlen der stärker brechbaren Spektralhälfte indiziert werden, während über das Eindringen roten, gelben usw. Lichtes, das ja gerade für die Assimilationstätigkeit in Frage kommt, die Versuche keinerlei Auskunft geben.

Diese Bedenken schwinden innerhalb gewisser Grenzen gegenüber den Versuchen von LINSBAUER. Er verwandte in seinen offenbar gut konstruierten Apparaten rotempfindliche Papiere resp. Platten und fand — die Lichtintensität über Wasser = 100 gesetzt — die Lichtstärke bei

½ m = 29 3 m = 3
1 m = 19 5 m = 1,4
2 m = 4,9 10 m = 1,4.

Das bedeutet schon bei 3 m eine Einbuße von 97 %.

Amerikanische Forscher arbeiteten nach einem ähnlichen Verfahren und Ewald schlug ein anderes wohl noch besseres vor, nach welchem aber, soweit mir bekannt, erst einige Messungen ausgeführt wurden. Linsbauers Befunde scheinen mir noch nicht ganz mit den Angaben von Schmidt zu harmonieren. Dieser bestimmte die an der Wasseroberfläche reflektierte Lichtmenge und fand bei senkrechtem Lichteinfall eine Abnahme von nur 2,04 % bei einer Abweichung von 60° von der Vertikalen 5,97 %, bei 70° 13,35 %, bei 80° 34,79 %. Bewegtes Wasser reflektiert etwas mehr.

Wollen wir wissen, wie sich die einzelnen Strahlengattungen verhalten, müssen wir zum Spektroskop greifen. Nachdem schon von Bunsen u. a. qualitative Analysen vorlagen, haben erst Boas, dann Hüfner die Absorption von Strahlen verschiedener Wellenlänge quantitativ bestimmt, und zwar für chemisch reines Wasser. Danach werden die langwelligen Strahlen am stärksten, die kurzwelligen am schwächsten absorbiert, d. h. die Spektralfarben verschwinden im reinen Wasser mit der Schichtendicke sukzessive, von Rot beginnend; Violett bleibt am längsten erhalten. In einer 10 m dicken Wasserschicht ist nach Hüfner vom gesamten Rot ($\lambda = 671-658$) nur noch etwa 2 %, vom Orange ($\lambda = 611-593$) 8 % vorhanden. Vom Gelb ($\lambda = 582-571$) sind 68 % absorbiert und 32 % übrig geblieben usw., vom Indigo dagegen ($\lambda = 452-446$) sind noch 75 % erhalten, wie aus Fig. 662, S. 189 ersichtlich. Unter der Voraussetzung, daß die Auslöschung der Strahlen völlig gesetzmäßig weiter geht, berechnet dann Hüfner, daß bei 100 m Schichtendicke nur noch Spuren von Gelb und Grün vorhanden sind, während Blau und Indigo ($\lambda = 471-446$) immerhin noch mit 6 % der ursprünglichen Intensität vertreten ist. Theoretisch rechnet er aus, daß bei 896 m Tiefe noch ein Licht herrscht, dessen Intensität der des Fixsternes Capella entspricht.

Das ist für uns freilich ohne Bedeutung, denn überall sind Trübungen vorhanden, welche, auch wenn sie noch so minimal sind, die eindringenden Strahlen weit früher zum Erlöschen bringen.

Deshalb sind Untersuchungen im Freien als Ergänzung unerläßlich. Solche liegen u. a. von Grein vor [Bertel]. Da mir die Original-Arbeit nicht zugänglich ist, entnehme ich Gran die folgende Tabelle:

| Farbe . . . | Rot | Orange | Grün | Blaugrün | Blau | Blau-Violett |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Wellenlänge . | 680—610 | 620—585 | 570—515 | 545—486 | 475—420 | 435—400 |
| Tiefe in m: 1 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 | 1000 |
| 5 | 3,7 | 2,5 | 250 | 250 | 450 | 866 |
| 10 | 2,7 | 2,0 | 166 | 166 | 437 | 800 |
| 20 | 0,03 | 1,2 | 5,8 | 21 | 277 | 666 |
| 50 | 0,0021 | 0,032 | 2,2 | 2,5 | 201 | 200 |
| 75 | | 0,008 | 0,75 | 2,2 | 25,6 | 100 |
| 100 | | 0,001 | 0,03 | 0,033 | 5,5 | 10 |
| 200 | | | 0,004 | 0,01 | 0,04 | 1 |

Aus dem Gesagten ergibt sich von selbst die altbekannnte Tatsache, daß reines Wasser im durchfallenden Licht blau erscheint, sobald hinreichend dicke Schichten vorliegen, und diese Wahrnehmung gilt für viele natürliche Wässer ebensogut, denn die in ihnen gelösten Salze, mögen sie mehr oder weniger reichlich gegeben sein, ändern den Extinktionskoëfi-

zienten, soweit unsere Untersuchungen reichen, nicht nennenswert. Danach sind viele große Meeresabschnitte blau gefärbt: die Ozeane, das Mittelmeer usw., auch zahlreiche große und kleine Binnenseen sind durch ihre Blaufärbung bekannt, ich erinnere nur an den Gardasee, die vielen kleinen blauen Alpenseen usw. Solche liegen fast alle in Kalkgebieten, und es ist nicht ausgeschlossen, daß das umgebende Gestein färbende Substanzen an das Wasser abgibt. Ähnliches mag gelegentlich auch im blauen Meerwasser vorkommen, denn Vogel fand im Licht der blauen Grotte von Capri, das bekanntlich dicke Wasserschichten passiert hat, neben den zu erwartenden Bändern am weniger brechbaren Ende des Spektrums einen Absorptionsstreifen zwischen den Frauenhoferschen Linien $E$ und $b$, der in ganz reinem Wasser nicht auftritt.

Viele von den erwähnten Süßwasserseen sind leicht getrübt durch suspendierte Gesteinstrümmerchen, hier könnte die Farbe durch Refraktion an den feinen Teilen bedingt sein (s. a. Kolkwitz).

Viel abweichender aber sind die Absorptionsspektra der zahlreichen grünen Gewässer resp. Meeresabschnitte, für welche die Ostsee den Typus abgeben mag. Als ich meinerseits grünes Ostseewasser in 17 m lange Röhren füllte, sah ich wieder die Absorption an dem weniger brechbaren Ende des Spektrums, außerdem aber einen scharfen Streifen zwischen $C$ und $D$, bei $\lambda = 604—608$. Dazu kam noch, daß das Ostseewasser die blauen Strahlen auslöschte; bei 17 m war von $\lambda = 450$ bereits eine Schwächung der Strahlen erkennbar, die sich gegen das stärker brechbare Ende steigerte.

Diese Versuche haben Dangeard und Moreau derart abgeändert, daß sie vor eine mit Wasser gefüllte Röhre rotempfindliche Platten brachten. Mit ihrer Hilfe konnten sie zeigen, daß die roten Strahlen weiter eindringen als ich seinerzeit annahm. Sie wiesen die Wellenlängen von $\lambda = 670$ noch bei einer Schichtendicke von 11,8 m nach, während ich schon bei 6,6 m $\lambda = 660$ verschwinden sah. Die untersuchten Wässer waren vielleicht recht verschieden. Immerhin stimmen die letztgenannten Befunde ungefähr mit dem überein, was Hüfner errechnete.

Wir brauchen kaum zu erörtern, worauf die Unterschiede in den Absorptionsspektren beruhen; immerhin will ich darauf hinweisen, daß für mich, trotz einiger dagegen erhobenen Bedenken, die Bunsen-Wittsteinsche Erklärung, die auch Aufsess verteidigte (s. auch Aitken), am meisten für sich hat, wonach Spuren gelöster Substanzen den Hauptanteil an jenen Erscheinungen nehmen. Braune „Huminsubstanzen", welche dem Meer durch Ströme, vielleicht nur in Spuren, zugeführt werden, modifizieren das normale Blau. Wegen weiterer Daten verweise ich auf Krümmel, Forel, Ule u. a., die auch über Farbenskalen berichten, welche mehrfach zur Anwendung kamen.

Über die Färbungen, welche das Massenauftreten gewisser Planktonten bedingt, sprechen wir später.

### b) Kulturversuche.

Berthold hat zuerst auf Grund der Beobachtungen in der Natur, von welchen wir noch berichten, klar ausgesprochen, daß jede Alge zu ihrem Gedeihen einer bestimmten Lichtintensität bedarf. Kulturversuche mannigfacher Art bestätigen das. Ich berichte von meinen eigenen, ohne damit behaupten zu wollen, daß sie die einzigen und die einzig möglichen seien. Jede Alge läßt sich nicht an jedem beliebigen Fenster oder an

einer beliebigen Stelle im Zimmer kultivieren. Freilich, eine Zeitlang gedeihen fast alle gesunden Algen, wenn man sie in ein diffuses Licht von mittlerer Stärke bringt, und zwar um so leichter, je weniger sie gegen Helligkeitsschwankungen empfindlich sind. Allein auf die Dauer ist eine rationelle Algenkultur in vielen Fällen auf solche Weise nicht möglich, man ist vielmehr genötigt, für die Algen die Lichtintensität durch Probieren ausfindig zu machen, welche ihnen dauernd behagt. Das kann man durch Aufstellung an verschiedenen Fenstern, durch Annäherung an dieselben oder Entfernung von ihnen erreichen, eventuell auch durch Papiervorhänge oder (Berthold) durch Bestreuen der Gefäße mit Zementstaub; doch ist das meistens etwas umständlich und wenig exakt. Ich habe deshalb versucht, einen anderen Weg einzuschlagen und habe sogenannte Tuscheprismen hergestellt. Zwei gleichgroße, rechteckige Glasscheiben wurden derart gegeneinander gelegt, daß sie sich auf einer Kante berührten, auf der anderen aber um ca. 5 mm voneinander abstanden. Sie bildeten so, je nach der Plattengröße, einen Winkel von etwa 1—3° miteinander und wurden in dieser Lage durch Holzstäbchen und Blechrinnen festgehalten und verkittet. Den Hohlraum zwischen den Platten füllte ich mit warmer Glyzeringelatine, der etwas Tusche beigemengt war, und erhielt so nach dem Erkalten der Masse ein dünnes Prisma, das auf der einen Seite fast alles Licht durchließ, auf dem dickeren Ende aber ziemlich viel absorbierte. Vom dünnen zum dicken Ende fand eine ganz allmähliche Abstufung der Intensitätsgrade statt.

Mit solchen Prismen, die wegen ihres geringen Winkels wie Platten zu handhaben sind, habe ich erfolgreich operiert. Sie lassen sich in Größen bis zu ½ m Länge und Breite herstellen und können als Deckel auf die Kulturgefäße gelegt werden, wenn man mit Oberlicht operiert, oder als Türen vor Schränken angebracht werden, wenn man auf seitlich einfallendes Licht angewiesen ist.

Tatsächlich ergab sich, daß z. B. Ectocarpus (Pilayella) litoralis nur an bestimmten Stellen hinter jenen Prismen normal gedieh, während er an anderen abnorme Erscheinungen zeigte. Ähnlich war es mit Polysiphonien usw. Gail beschattete Fucus evanescens am Standort durch besondere Vorrichtungen und fand, daß er nur dann noch gedeiht, wenn er mindestens ¼ des verfügbaren Tageslichtes genießt. Die Keimlinge verlangen etwas mehr Licht als die erwachsenen Pflanzen.

Meeres- und Süßwasseralgen verhalten sich nicht verschieden. In den Kulturen von Combes gediehen Cystococcus und Chlorella nicht im grellsten Sonnenlicht, sondern verlangten Abschwächung desselben. Chlorella braucht mehr Schatten als Cystococcus.

Danach wachsen die Algen nur dann dauernd gut, wenn ihnen ein Licht von bestimmter Intensität regelmäßig geboten wird; die verlangte Lichtstärke aber ist für jede Form verschieden. Die einen kommen nur im hellen Licht, die anderen im gedämpften fort. So ergibt sich sofort, daß jeder Art ein Minimum, Optimum und Maximum der Beleuchtungsstärke gleichsam angeboren sein müsse, bei welcher sie den vollen Entwicklungsgang zu durchleben vermag. Für Einzelfunktionen, z. B. für die Fortpflanzung, wird ein besonderes Optimum ebenso anzusetzen sein, wie für die vegetativen Funktionen usw.

Wie es euryhaline und stenohaline Algen gibt, so kann man auch von euryphotischen und stenophotischen reden; bei den ersten liegen Minimum und Maximum der zulässigen Lichtstärken weit auseinander, bei letzteren dagegen rücken die Punkte nahe zusammen. Erstere werden

leicht, letztere schwer kultivierbar sein, erstere haben eine große Verbreitung in verschiedenen Tiefen, letztere sind auf schmale Zonen und Streifen beschränkt.

Typisch euryphot ist u. a. Gelidium crinale, das bei Neapel in heller Sonne, wie im starken Schatten gedeiht, typisch stenophotisch erweisen sich Callithamnion elegans, Lithophyllum Lenormandi, die ein einigermaßen intensives Licht absolut nicht vertragen.

Genau so gibt es unter den Planktonten Arten, welche sich in recht verschiedenen Lichtintensitäten zurechtfinden, und andere, welche auf ganz bestimmte eng umgrenzte Helligkeiten geaicht sind (s. unten).

Wassertiefen, deren Lichtintensität zahlreichen, zumal farbigen Organismen das Gedeihen ermöglicht, nennt man euphotisch, solche, in welchen nur noch wenige Formen fortkommen, sind dysphotisch, und schließlich gibt es lichtärmste Regionen, in welche kaum noch ein Lichtstrahl dringt, völlig ungeeignet, um assimilierenden Algen und Protisten das Dasein zu erleichtern — sie sind aphotisch.

Aus dem, was wir über die Durchsichtigkeit des Wassers und die Durchlässigkeit desselben für verschiedene Strahlengattungen berichteten, ergeben sich naturgemäß — sonst hätten wir ja nicht davon zu reden brauchen — mancherlei Gesichtspunkte für die Beurteilung der Verbreitung und Verteilung der Algen. Wir wollen aber nicht verschweigen, daß die zahlreichen Tabellen über die physikalischen Verhältnisse des Wassers noch nicht immer in Einklang gebracht sind mit dem, was man über die Verteilung der Algen weiß. Das ist auch nur bei sehr eingehender Beobachtung möglich, und solche hat für das Benthos zuerst Berthold im Golf von Neapel angestellt, indem er besonders auf das Licht als den entscheidenden Faktor für die Vertikal-Verteilung hinwies. Ihm sind viele gefolgt. Für das Plankton haben Schütt, Karsten, Lohmann, Gran und viele andere die Fragen geprüft.

## c) Die Gedeihtiefen.

### 1. Das Plankton.

#### *α*) Die Gesamtheit.

Wir stellen jetzt die Frage, bis zu welchen Tiefen der Seen und Meere hinab gefärbte und demnach photosynthetisch tätige Organismen noch gedeihen können. Die Frage läßt sich bezüglich des Planktons am besten im Anschluß an die Resultate der deutschen Tiefsee-Expedition erörtern. Schimper hat auf der Fahrt durch die Antarctis wertvolle Notizen gemacht, welche Karsten weiter bearbeitete. Nach diesen Befunden ist nur die oberste, etwa 200 m messende Wasserschicht von lebenden Planktonten bevölkert. Weiter abwärts bis zu 400 m holt das Netz noch manche lebende Zelle herauf, aber daneben zeigen sich schon zahlreiche halb- und ganz tote Algen. Sie dokumentieren den so oft beschriebenen Leichenregen.

Das Maximum der Plankton-Produktion liegt in der Antarctis bei 40—80 m. Im Indischen Ozean wird man es vielleicht bei 80—100 m ansetzen müssen, weil das Klima dort ein anderes ist. Aber ich glaube nicht fehl zu gehen in der Annahme, daß schon bald unterhalb dieser Zone das große Sterben wenigstens für gewisse Formen beginnt. Jedenfalls geht wohl in der offenen See kaum an einer Stelle eine wirklich ausgiebige Algenvegetation tiefer als 100—200 m hinab.

Im Atlantischen Ozean untersuchte Lohmann die Verteilung des Phytoplankton und gab davon die in Fig. 728 reproduzierte Kurve. Danach

haben die meisten Algen starke Maxima an der Oberfläche, aber bis 100 m reichen noch große Massen hinab, derart, daß in dieser Tiefe etwa 1000 Zellen im Liter gezählt werden. Weiter nach unten nimmt die Zahl rasch ab. Lohmann macht besonders darauf aufmerksam, daß die 1000-Zellen-Linie fast wagerecht und leicht wellig gebogen, die Oberschicht oder das Gedeihgebiet von der Unterschicht oder dem Kümmergebiet trenne. Sonach liegen hier in vieler Beziehung dieselben Verhältnisse vor, wie in der Antarctis und im Indik. Lohmann sagt nicht mit Unrecht, daß die obersten 100 m fast immer die „schaffende Werkstätte des Meereslebens“ seien, die „Weide der Planktontiere“.

Die Michael Sars-Expedition fand nach Gran auf den rein ozeanischen Stationen das Plankton bei 0—10 m etwas geringer als bei 10—50 m. in dieser Schicht war es ziemlich gleichmäßig verteilt, um unterhalb derselben rasch abzunehmen. Im norwegischen Nordmeer sichtete derselbe Forscher

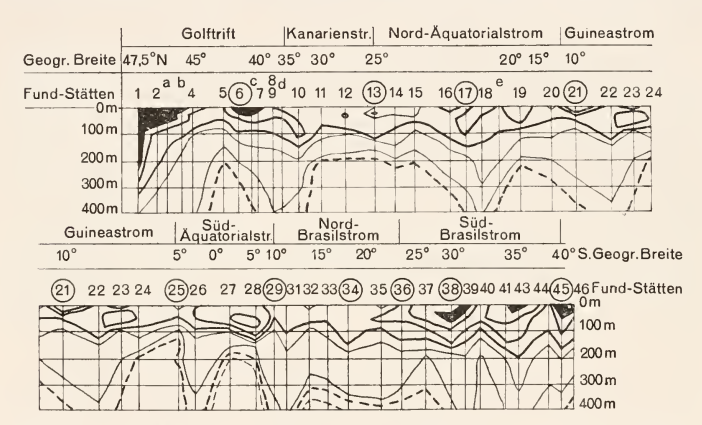



Fig. 728 n. Lohmann. Die Verteilung aller Protophyten im Atlantischen Ozean.

an gewissen Stationen Plankton von 0—25 m Tiefe ungefähr in gleicher Menge, bis 50 m nahm es stark ab, und darunter war kaum etwas zu finden. Die Tabelle gibt das wieder.

| | Thalassiosira gravida | Alle Diatomeen zusammen |
|---|---|---|
| 0 m | 85 800 | 148 800 |
| 10 „ | 88 500 | 152 800 |
| 25 „ | 56 600 | 127 300 |
| 50 „ | 5 970 | 10 500 |
| 75 „ | 590 | 830 |
| 100 „ | 20 | 70 |
| 200 „ | 0 | 0 |

Das stimmt überein mit den Resultaten von Kulturen, welche Gran unternahm. Er versenkte Flaschen mit Lauderia, Eutreptia und Thalassiosira in verschiedene Meerestiefen und fand einen ausgiebigen Zuwachs nur in den obersten Schichten (10—20 m).

Lohmann machte für die Ostsee ähnliche Angaben.

Gehen wir zu den Süßwassergebieten über, so zeigt der Nyassa-See (Schmidle) bei 130 m noch eine gut entwickelte Diatomeenflora.

Für den Bodensee haben Kirchner und Schroeter einige Angaben gemacht, Maerker erweiterte sie auf Grund seiner von der biologischen Station Staad aus gemachten Untersuchungen (briefl.). Danach sind die oberen 50 m mehr weniger dicht bevölkert, was darunter liegt, ist für eine ausgiebige Vermehrung ungünstig, in 50—100 m Tiefe zeigt sich der Leichenregen. Im Zürichsee beschränkt sich die Gedeihzone auf die ersten 40 m, ebenso im Genfer See (Baudin), unterhalb derselben zeigten die Fänge nur absinkende Diatomeenschalen. Die Grünalgen waren unter 50 m schon größtenteils zersetzt.

In norddeutschen Seen ist die von Algen belebte Zone noch dünner. Nach Apstein beschränkt sie sich für die meisten Formen auf eine Schicht von wenigen Metern. Alle diese Angaben aber beziehen sich nur auf den Sommer, im Winter wies Maerker im Bodensee noch bei 100—200 m Asterionella, Cymatopleura, Fragilaria, Cyclotella, dazu Closterium pronum u. a. nach. Lozéron fand schon vorher das gesamte Plankton des Zürichsees in der gleichen Jahreszeit durch eine 80 m dicke Schicht gleichmäßig verteilt. Baudin beschreibt ähnliches für den Genfer See.

Den Verlauf solcher Ereignisse schildert Lantsch noch etwas genauer. Im Zuger See beschränkte sich die bewohnte Zone im Herbst auf die obersten 50 m; darunter fand er nur Leichen. Nach dem Einsetzen der Konvektionsströme waren diese zu Anfang Januar mit etwa 10 % lebender Zellen gemengt, am 22. Januar waren es deren schon 40 % und außerdem stiegen diese bis 140 m hinab. Am 3. April fanden sich lebende Diatomeen bei 180 m. Von Mitte April an aber begann eine Verödung in den unteren Regionen, ein Rückzug der Planktonten aus diesen derart, daß bald unter 70 m lebende Elemente nicht mehr zu sehen waren.

Das alles hängt mit den thermischen Schichtungen und Zirkulationen aufs engste zusammen, das erörtern wir gleich unten.

Überschaut man unseren Bericht, so fällt auf, daß nur in den tropischen Anteilen der Ozeane die obersten Wasserschichten an Planktonten ärmer sind als die etwas tiefer liegenden. Man darf annehmen, daß das Licht in den obersten Regionen zu intensiv ist, um allen Algen das Wachstum zu ermöglichen. Dafür steigen die Algen um so tiefer hinab. In den nordischen Meeren und in den Binnenseen der gemäßigten Zone wird kaum jemals von einer Schädigung an der Oberfläche gesprochen, im Gegenteil, es rücken die assimilierenden Organismen vorzugsweise an diese heran und lassen dafür schon mittlere Tiefen frei. Alles stellt sich offenbar auf eine bestimmte, zum Leben und Wachstum erforderliche Lichtintensität ein. In den Gebieten zwischen den Wendekreisen liegt diese in einer gewissen Entfernung, in den gemäßigten Zonen wohl um so näher an der Oberfläche, je weiter wir nach Norden gehen.

#### β) Einzelne Arten.

Nachdem wir im Vorstehenden untersucht haben, wie weit die ganze Masse des Planktons in die Gewässer hinabsteigt, untersuchen wir jetzt die einzelnen Arten. Mein altes Versuchsobjekt, der Volvox sammelt sich wie auch Euglena und viele andere bewegliche Formen an bestimmten Stellen hinter dem oben skizzierten Tuscheprisma an, das ist oft genug von mir beschrieben worden. Draußen in den Gewässern sucht die Kugelalge demgemäß Plätze von bestimmter Lichtintensität auf, so findet man sie im Halbschatten der Schwimmblätter von Seerosen u. a., wenn helle Sonne auf den Wasserflächen liegt. Bei trübem Wetter scheint sie sich ganz an die Oberfläche zu begeben und außerdem wechselt sie den

Platz zu verschiedenen Tageszeiten. SMITH hat darüber einige Beobachtungen gemacht. Er zählte die Kolonien des Volvox im Monoma-See. Die Resultate, welche an verschiedenen Tagen zu verschiedenen Stunden gewonnen wurden, stimmen nicht ganz überein; immerhin ist eine Wanderung in die Tiefe über Nacht oder gegen Morgen ebenso deutlich zu erkennen wie ein Aufstieg an die Oberfläche in den Vormittagsstunden. Es lohnt sich, die Dinge weiter zu verfolgen, denn es scheint mir sicher, daß alle grünen beweglichen Algen und Flagellaten tägliche Wanderungen vollziehen. Das geht auch aus den Beobachtungen von VOIGT hervor, welcher Eudorina im Plöner See in den Nachtfängen häufiger fand, als am Tag. LANTSCH fand die obersten Schichten des Zuger Sees bei heller Sonne frei von Chromulina ovalis, nachts ergab sich eine annähernd gleichmäßige Verteilung.

Immerhin wird man so ausgiebige Tageswanderungen, wie sie vom Zooplankton berichtet werden (vgl. RUTTNER, STEUER und viele andere) beim Phytoplankton schon deswegen nicht erwarten dürfen, weil ja die Hauptmasse desselben nur passiv beweglich ist.

Wie die Volvoxkugeln sich im Schatten der Wasserpflanzen tummeln, so können sich Flagellaten aller Art auch im Schlagschatten der Bäume, der Felsen am Ufer der Seen usw. einfinden. Unbeweglich schwebende Algen können ebenfalls im Schatten verschiedenster Art in mehr oder minder großer Zahl auftreten (s. STEUER, DÉGLON u. a.). Besonders das letzte setzt einen Mangel an Strömungen voraus. Solche müßten das Bild alsbald stören. Zwischen den beweglichen und unbeweglichen Planktonten muß wohl noch ein Unterschied festgestellt werden. Die letzteren werden sich am Fundort vermehrt haben, die ersteren aber dürften zugewandert sein; und bei ihnen ist es nicht einmal ganz sicher, ob sie an dem Ort, an welchem sie zu bestimmter Zeit gefischt werden, auch dauernd leben können, denn die Phototaxis führt die Organismen auch an Orte, welche für dauerndes Gedeihen nicht geeignet zu sein brauchen.

Im Meer geben u. a. die Atolle einen ausgiebigen Schatten und in diesem sammeln sich wohl die Diatomeen, nahe der Oberfläche, welche sonst der Schattenflora tieferer Schichten angehören (KARSTEN).

Fragen wir nun, wie es mit der Tiefenverteilung der einzelnen Arten im Meer und in größeren Gewässern steht.

In der Antarctis gibt SCHIMPER (bei KARSTEN) etwa folgendes an:

0—20 m vorherrschend Synedra spathulata.
Chaetoceras in geringerer Menge.
Rhizosolenia, Corethron, Biddulphia, Coscinodiscus meist in Systrophe, d. h. die Chromatophoren gegen die Zellmitte (um den Kern) zusammengezogen als Zeichen der Alteration.

20—40 m Chaetoceras criophilum nimmt erheblich zu und ist meist normal.
Coscinodiscus und Asteromphalus sind gesund.

40—80 m Rhizosolenia ist meist normal.
Coscinodiscus hat stark zugenommen, ebenso Actinocyclus und Asteromphalus.

80—100 m Chaetoceras und Synedra haben stark abgenommen.
Coscinodiscus und Asteromphalus noch reichlich zugegen.

Unter 100 m beginnt die Desorganisation der Rhizosolenien. Für diese wie für Chaetoceras criophilum „reicht die Beleuchtung nicht mehr aus“, für Coscinodiscus, Asteromphalus und Actinocyclus genügt sie wenigstens in den oberen Lagen.

Unter 200 m beginnt das Absterben auch derjenigen Arten, welche bis dahin ausgehalten haben.

Daraus wird nun von KARSTEN mit Recht geschlossen, daß die Chaetoceras- und Rhizosolenia-Arten, alle pelagischen Navicoloiden und Nizschioiden dem Oberflächen-Plankton angehören, das viel Licht gebraucht, während die Coscinodiscoiden (Coscinodiscus, Asteromphalus, Actinocyclus u. a.) zum Tiefenplankton zählen, das weniger Licht erfordert. Letztere bedeuten die Schattenflora dysphotischer Regionen. Auffallend ist, daß die Artenzahl in der Schattenflora viel größer ist als in den photischen Regionen.

Im Indischen Ozean rückt vielfach die ganze Planktonmasse um etwa 20 m weiter nach unten. SCHIMPER fand und KARSTEN berichtet, daß die langhörnigen Ceratien zunächst der Oberfläche leben, daß die leichtesten Diatomeenformen, wie die Rhizosolenia-Ketten, von ihnen verdrängt, erst in den nächst daran schließenden Schichten Platz finden. Die großen, einzeln lebenden Rhizosolenia-Zellen (RH. TEMPEREI u. a.) halten sich tiefer als ihre kleineren Gattungsgenossen.

Chaetoceras peruvianum scheint die obersten Schichten (0—10 m) zu bevorzugen, Chaetoceras buceros und Ch. bacteriastrum u. a. fehlen bis zu 30 m Tiefe, Chaetoceras tetrastichon u. a. sind bei 0—10 m tot, sie finden alle erst unter 30 m gute Existenzbedingungen und mögen bis 100 m hinabgehen.

Die Coscinodiscus- und Actinocyclus-Arten sind im Indischen Ozean weniger entwickelt, an ihrer Stelle bilden Asteromphalos, Valdiviella, Planktoniella, Gossleriella und Antelminellia (1, 168) eine reiche Schattenflora, welche bei 100—120 m ja vielleicht noch tiefer ihr Maximum erreicht.

Stets wird hervorgehoben, daß Cyanophyceen, wie Trichodesmium u. a. nur an der Oberfläche leben können (KARSTEN, LOHMANN). Ausgeprägte Lichtalgen sind auch Exuviaella baltica, Pouchetia parva u. a. Zu den Dämmerungsformen gehört in augenfälliger Weise neben vielen Diatomeen, die z. T. schon Erwähnung fanden, Deutschlandia Anthos, welche alle Höchstwerte bei 100 m Tiefe erreicht. In der Adria (SCHILLER) gehen Chlamydomonas und Carteria nicht unter 20 m hinab, während Pyramimonas bei 100—200 m zu den häufigsten Arten gehört. Die Coccolithophoridae haben in der Adria ihr Maximum bei 1 m, bei Messina allerdings bei 50 m Tiefe.

GRAN findet in der Nordsee:

| | | |
|---|---|---|
| Ceratium longipes u. C. tripos | bei | 15 m |
| „ intermedium | „ | 20 „ |
| „ Furca | „ | 30 „ |

Weitere Angaben könnten Bände füllen. Es wiederholt sich immer wieder die Verteilung jeder Art auf eine bestimmte Tiefe, allerdings so, daß die eine Form recht dicke Schichten gleichmäßig durchsetzt, während andere nur eng begrenzte Horizonte einnehmen. Am besten hat LOHMANN den Sachverhalt klargelegt. Alles, was wir oben an Zellen nannten, sind Durchschnittswerte, welche ungefähr den Ort der größten Dichte, den Kern nach LOHMANN, angeben. Wenn wir z. B. sagten, daß Deutschlandia Anthos ihren Höchstwert bei 100 m erreiche, so liegt der Kern in dieser Tiefe; größere Mengen des Volkes scharen sich etwa so um ihn wie Fig. 677, S. 291 angibt. Man möchte an Wolken mit mehr oder weniger scharfen Umrissen erinnern, deren größte Dichte „annähernd in der Mitte“ liegt. Die Sache wird auch dadurch verwickelt, daß die Volksdichte vom Kern aus nicht nach allen Richtungen gleichmäßig abnimmt. Das alles muß gesagt werden, um klar zu machen, wie sehr das meiste von dem was wir über die Tiefenverteilung sagten, auf Schematisierung hinausläuft. Manches wird klar, wenn wir Fig. 728 anschauen, und wenn wir noch an eine Aufstellung von LOHMANN erinnern. Nach dieser liegen im Atlantic 55%

aller Volkskerne an der Oberfläche; 30% bei 50 m, 11% bei 100 m und nur 4% bei 200 m

Die Darlegungen mögen noch durch eine Tabelle ergänzt werden, welche, wie üblich, von LOHMANN herrührt.

| Der Höchstwert ist gleich 100 gesetzt und die übrigen Werte sind danach umgerechnet. | 0 m | 50 m | 100 m | 200 m | 400 m |
|---|---|---|---|---|---|
| Ceratium tripos subsalsa Ostenf. f. typ. | 100 | — | — | — | — |
| Ceratium tripos subsalsa f. lata | 100 | 5 | — | — | — |
| Trichodesmium | 100 | 19 | 3 | 1,5 | — |
| Thalassiosira nana Lohm. | 100 | 34 | 12 | 4 | 4 |
| Pontosphaera Huxleyi Lohm. | 100 | 72 | 29 | 5 | 1 |
| Rhynchomonas acuta Lohm. | 100 | 100 | 33 | 24,5 | 27 |
| Chaetoceras | 13,1 | 100 | 6,5 | 24 | 5 |
| Nitzschia seriata Cl. | 75 | 100 | 11 | 1 | 0,8 |
| Deutschlandia anthos Lohm. | — | 11 | 100 | 3,5 | — |
| Coscinodiscus | 71 | 86 | 100 | 36 | 21 |
| Rhynchomonas marina Lohm. | 10,5 | 42 | 79 | 100 | 21 |

Die aufgeführten Arten sind nach ihrer Lichtempfindlichkeit geordnet; die zu oberst stehenden sind lichtstark, die zu unterst aufgeführten sind lichtempfindlich.

LOZÉRON beobachtete im Zürichsee an bestimmten Tagen im Sommer folgende Schichtung:

Ceratium Hirundinella und Peridinium cinctum fanden sich nur an der Oberfläche bis zu 30 m, Glenodinium pusillum nimmt von der Oberfläche an gleichmäßig ab bis zu einer Tiefe von 15 m.

Pediastrum-Arten, Cosmarien, Rhaphidien u. a. verhalten sich ähnlich.

Sphaerocystis Schroeteri und Pandorina Morum steigen in völlig lebensfrischem Zustande bis 30, ja bis 50 m hinab.

Die Diatomeen finden sich zwar an der Oberfläche, haben aber ihr Maximum bei 5—15 m, leben jedoch z. T. noch bei 50 m.

Oscillatoria rubescens gedeiht zwischen 7 und 20 m, das Maximum liegt bei 13 m. Die Sprungschicht liegt bei 13—20 m.

Im Bodensee bewohnt Cyclotella bodanica nach Mitteilungen von MAERKER im Juli und August vorzugsweise Tiefen von 5—20 m. Sphaerocystis Schroeteri ebenfalls. Cyclotella socialis geht leicht auf 50 m hinab und Asterionella gracillima fand sich Mai—Juni 1922 in großer Zahl bis zu 100 m Tiefe. BAUDIN gibt ähnliche Zahlen für den Genfer See.

Im Katzensee leben nach AMBERG Peridineen, Botryococcus u. a. an der Oberfläche, Diatomeen aber bei 3—5 m. Botryococcus und seine Begleiter zeigen nach BRUTSCHY geradezu Lichthunger. ROUX (zitiert nach STEINER) findet im Annecy-See die Diatomeen in bestimmten Tiefen. Wie solche Dinge sich gestalten, sieht man am besten aus der Fig. 729.

Von den vielen in der Literatur angeführten Beispielen erwähne ich nur noch SCHMIDLES Bericht über den Njassa-See. Hier findet sich Oedogonium spec. eulimnetisch nur bei 40—70 m und Melosira granulata lebt gar vorzugsweise bei 95—130 m, es fehlt in den oberen Schichten ganz.

Im Zuger See hat Cyclotella ihr Maximum
im September bei 10 m
„ Oktober bei 5 „
„ November bei 2 „

Es ist ganz deutlich, daß mit Abnehmen der Lichtintensität die Algen höhere Lagen aufsuchen. Das mag zu den Beobachtungen von Steiner hinüber führen, nach welchem in den Hochgebirgsseen der Faulhornkette Botryococcus, Oocystis lacustris und Sphaerocystis Schroeteri fehlen; sie scheinen die Lichtintensität des Sommers bei 2000 m Höhe ü. M. nicht mehr zu ertragen.

Danach würde das Licht auch teilweise über das Auftreten der Planktonten vom pflanzengeographischen Gesichtspunkt aus entscheiden.

### γ) Ursachen und Wechselwirkungen.

#### + Das Überschreiten der Gedeihgrenzen.

Vielleicht etwas voreilig haben wir in unserer Schilderung der Planktonschichtung und der Tiefenverteilung viel vom Licht geredet. Jetzt müssen wir untersuchen, wie weit es berechtigt war, die Sache überhaupt in diesem Abschnitt des Buches zu behandeln.

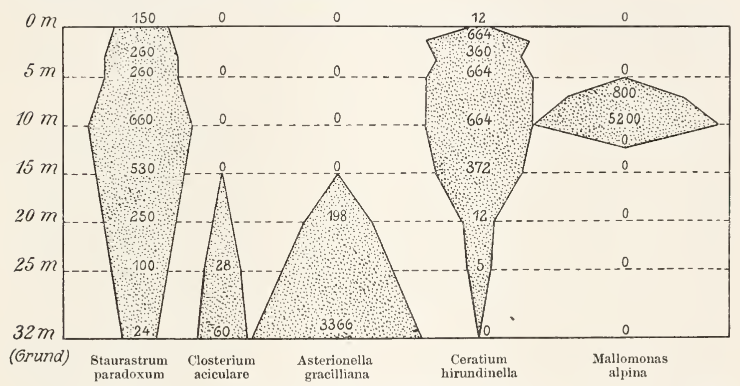



Fig. 729 n. Ruttner. Vertikale Verteilung einiger Planktonten im Lunzer Untersee während des Sommers.

Was wir über das Ausmaß der Gedeihschicht sagten, stimmt unverkennbar zu dem, was photographische Platten und Weißscheiben über die Tiefenverteilung des Lichtes lehrten. Aber wir haben schematisiert, und das muß ein Buchschreiber tun. Man lernt das u. a. von den Pflanzengeographen. Diese geben die Verbreitung der Gewächse an, sie sprechen davon, daß die Baumgrenze hier bei x, dort bei y Metern Höhe ü. M. liege. Natürlich wissen sie ganz genau, daß man am Gebirge keinen horizontalen Strich ziehen kann, der Wald und waldfreie Zonen trennt, sie wissen, daß allerlei Nebenerscheinungen das Hauptbild stören und daß auch nicht ein einziger Faktor alles regiert. Genau so ist es mit dem Plankton. Wir geben Zonen und Regionen an, aber wenn wir einmal Kurven von Lohmann anschauen, wie die auf S. 370 abgebildete, sehen wir sofort, wie verwickelt alles ist.

Diese Erkenntnis führt uns zur Erörterung über die einzelnen Faktoren. Zunächst besprechen wir die Fälle, in welchem ein gleichmäßiges Plankton durch Schichten von 100 m und mehr gefunden wird. Die Pflanzen gehen über die Gedeihzonen weit nach unten hinaus in

aphotische Regionen. Das geschieht aber in den Seen der gemäßigten Zonen nur im Winter. Wir wissen, daß in den kalten Monaten des Jahres die Sprungschicht verwischt wird, Vertikalzirkulationen sorgen für Durchmischung und führen das Plankton tief hinab, dorthin, wo von einer Photosynthese ebensowenig die Rede sein kann, wie von einer Vermehrung. Das bedeutet aber nicht den sofortigen Tod, es bleiben die farbigen Mikroorganismen dort unten am Leben, weil sie, wie LOZÊRON nach Angaben von WIPPLE und SCHIMPER berichtet, Dunkelheit für längere Zeit um so mehr ertragen, als ja die ganze Lebenstätigkeit an jenen Orten mehr oder weniger gehemmt ist. SCHROETER konnte Diatomeen 3½ Monate verdunkeln, ohne daß sie sich verfärbten.

Ewig können sie das alles nicht aushalten; aber im Frühjahr führt ja auch erneuter Temperaturwechsel und damit veränderte Zirkulation vieles wieder an die Oberfläche empor.

Dazu will freilich die Beobachtung von BAUDIN nicht ganz passen. Er fand Asterionella und Fragilaria im Januar im Genfer See in großer Menge in allen Tiefen. Man hat wenigstens den Eindruck, als ob hier eine Vermehrung stattgefunden hätte. Die Sache ist mir um so weniger klar, als in jenem Gewässer die Durchsichtigkeit im Winter größer ist als im Sommer. Die Gedeihtiefe kann hier also nach unten verschoben sein.

Es gibt eine Anzahl von Angaben, wonach Fadenalgen in größeren Tiefen gefunden wurden. FOREL holte Spirogyra im Vierwaldstätter-See aus 65 m Tiefe herauf, WILLE Spirogyra rivularis im See Mjösen aus 200 m. SCHMIDLE gibt ein Oedogonium in erheblicher Tiefe im Njassa-See an. Solche Befunde erklären sich wohl in ähnlicher Weise, wie die oben erwähnten. Die mehrfach gemachte Annahme, daß Sauerstoffblasen, welche im Gefolge der Photosynthese gebildet wurden, die Fäden aufwärts schleppen, scheint mir nicht erforderlich, auch deswegen nicht, weil am Grunde der Gewässer die Assimilation kaum so stark sein dürfte, daß Gasblasen äußerlich sichtbar werden.

GRAN hat sehr nett eine Anzahl von Fällen behandelt, in welchen die Tiefenlage des Planktons von dem abweicht, was man so gern als Typus betrachten möchte und wir wollen nicht verschweigen, daß es deren recht viele gibt. Er findet für Nitzschia delicatissima ein Maximum an der Oberfläche (0—10 m) und ein zweites bei 50 m, in einer Tiefe, in der kaum noch Lichtstrahlen von hinreichender Intensität geboten sind. Dazwischen ist ein an Nitzschia halbleerer Raum. Die Tabelle zeigt das nicht übel.

| Tiefe m | Temperatur | Salzgehalt ‰ | Nitzschia delicatissima | Alle Diatomeen zusammen |
|---|---|---|---|---|
| 0 | 9,20 | 35,37 | 79 640 | 87 680 |
| 10 | 9,28 | 35,35 | 65 960 | 74 100 |
| 20 | 9,25 | 35,35 | 12 080 | 14 860 |
| 30 | 9,23 | 35,35 | 11 200 | 14 380 |
| 50 | 9,03 | 35,35 | 741 400 | 750 200 |
| 70 | 9,03 | 35,35 | 245 400 | 248 160 |
| 100 | 8,94 | 35,34 | 1 040 | 1 460 |
| 200 | 8,15 | 35,30 | 1 940 | 2 460 |

Ähnliches vollzieht sich im Süßwasser. STEINER sah im Luganer See Asterionella solange an der Oberfläche bis sie — im Juni/Juli — das Maximum erreicht hatte; vom August bis zum Oktober zählte er die meisten Individuen in 10 m Tiefe; dort hatten sie sich in großer Zahl gesammelt.

Lantsch sah die Asterionellen im Zuger See nach Erreichung des Maximums alle gleichzeitig absterben. Die Leichen sinken deshalb auch fast einheitlich ab, entblößen die oberen Schichten und rufen in den unteren ein Scheinmaximum hervor. Baudin äußert sich für den Genfer See ähnlich (vgl. S. 371).

Gran erklärt die auf S. 376 gegebene Tabelle in ansprechender Weise ganz analog. Das Maximum bei 50—70 m ist ein scheinbares. Die normale Hoch-Zeit der Entwicklung spielt sich in den obersten Wasserschichten ab, hat aber die Vermehrung ihren Höhepunkt überschritten, so erfahren die Zellen eine Veränderung, welche ein massenhaftes und gleichzeitiges Hinabgleiten in die Tiefe bedingt. Jene Veränderung braucht nicht den Tod zu bedeuten, es kann sich z. B. um Abweichungen im Inhalt handeln. Ist das richtig, so würde es im wesentlichen auf das hinauslaufen, was wir oben über das Winterplankton im Bodensee und Zürichsee sagten und würde erinnern an die Angaben von Karsten, nach welchen die Coscinodiscoideae und andere Diatomeen oft weit unter die Gedeihtiefe hinabsinken und dort unten eine Art Ruhestadium durchmachen. Ebenso wurde Halosphaera viridis nicht selten in 1000—2000 m unter der Wasseroberfläche gefischt (Schütt).

Sind die Veränderungen, welche bei Nitzschia delicatissima zum Absinken der Zellen führen, nicht ganz klar, so sind sie bei Chaetoceras und wohl bei vielen neritischen Formen leicht zu übersehen. Hier sind es die zu bestimmten Zeiten gebildeten Dauersporen, welche oft in einem dichten Regen niedergehen und dann, in tieferen Lagen gesammelt, ein Maximum vortäuschen können. Lohmann hat bei seinen quantitativen Bestimmungen ganz scharf die vegetativen Zellen und die Sporen unterschieden. Ob das immer geschehen ist, möchte ich bezweifeln, auf die von Gran angedeuteten Verschiedenheiten ist wohl noch nicht genügend geachtet.

Abweichungen erfordern nicht immer die gleiche Erklärung, Nathansohn fand bei Monaco zu bestimmten Zeiten ein Maximum in einer Tiefe von 60—120 m. Dieses ist nach ihm durch die besonderen Ernährungsverhältnisse bedingt, welche dort herrschen.

In anderen, keineswegs seltenen Fällen folgen die Planktonten der Temperatur. Schiller fand z. B. in der Adria das Maximum im Mai bei 20 m, im August bei 50 m. Navicula Weissflugii besiedelt in der nördlichen Adria die obersten Schichten, im südlichen Becken liegt zu gleicher Zeit die Hochproduktion bei 20 m. Diese Diatomeen suchen Wasser von 18° auf. Pontosphaera findet sich nach Lohmann im Norden und Süden am Wasserspiegel, in den Tropen rückt sie in Tiefen bis zu 100 m und flieht damit das warme Oberflächenwasser (vgl. S. 291). Organismen, welche das fertig bringen, wird man als euryphot ansprechen, aber man wird auch fragen dürfen, ob die durch Wärmeverhältnisse in die Tiefe verbannten Organismen dort genau so gut leben wie an der Oberfläche. Das ist nicht immer der Fall, denn Lohmann sagt z. B., je besser Pontosphaera gedeihe, um so mehr steige sie zur Oberfläche empor, gedeihe sie schlecht, liege ihr Maximum in der Tiefe.

Apstein macht darauf aufmerksam, daß den Peridineen in der Nordsee durch den Salzgehalt keine Schranken gezogen seien, sie gehen auch in die oberen, leichteren Schichten, anders viele Diatomeen. Sie leben am genannten Ort bei 5—10 m, fliehen das leichtere Oberflächenwasser und finden sich mit dem Licht ab, das in diesen Tiefen herrscht. Ein vollendetes Seitenstück dazu beschreibt Kniep aus dem Benthos. Im Mofjord

bei Bergen geht Fucus vesiculosus, der sonst eine ausgeprägte Oberflächenform ist, unter 2 m hinab, weil in diesem Gewässer der Salzgehalt an der Oberfläche zu gering ist. „Licht und Salz kämpfen hier miteinander", der Blasentang stellt sich auf eine Mittellinie ein.

Wo Planktonmassen sich an der Oberfläche finden, bilden sie einen Schleier, der je nach der Volksdichte das Licht absorbiert und damit die Algen der tieferen Lagen nötigt, weiter hinaufurücken (s. z. B. Fuhrmann).

### ++ Die Wirkung einzelner Faktoren.

Die Dinge sind also sehr mannigfaltig, und es geht wohl den Planktonten genau wie anderen Organismen auf der Welt. Wo verschiedene Faktoren einwirken, stellen sie sich auf eine mittlere Linie ein (s. auch Gran), und deshalb kann nicht immer ein Faktor als der dominierende herausgeschält werden; z. B. ist nicht ohne weiteres klar, ob die Massenproduktion in kalten und kühlen Meeresabschnitten auf Rechnung des Lichtes oder der Temperatur zu setzen sind. Vielleicht entscheidet letztere, aber erwiesen ist das nicht. Möglich ist aber eine genauere Analyse, wenn der vielleicht ziemlich seltene Fall eintritt, daß alle Außenbedingungen bis auf eine gleich sind, dann entscheidet naturgemäß nur diese eine. Oder aber der Planktont ist empfindlich gegen einen Faktor, ziemlich gleichgültig gegen vieles andere; dann wird ihm wiederum nur von diesem einen sein Standort diktiert. Eine eurytherme und euryhaline Alge, welche stenophot ist, „weiß, was sie zu tun hat". Ganz allgemein beherrscht die Abstimmung auf die engsten Grenzen eines Faktors das Feld. Vielleicht kann man darin in ganz anderem Sinne als sonst ein „Gesetz des Minimums" erblicken; und man kann sich z. B. sagen: eine Art, welche stenophot, stenohalin und stenotherm zugleich ist, hat wenig Aussicht auf große Verbreitung; umgekehrt mögen sich die Formen, welchen man das Vorzeichen „eury"- für jeden Faktor gibt, in den verschiedensten Gebieten zurechtfinden.

Wir suchen Fälle heraus, in welchen ein Faktor als der wirksame herausgeschält werden kann, da fällt unser Blick zunächst auf die Fig. 725, S. 360. Calyptrosphaera verträgt Temperaturen von 15—25°, kann aber vermöge ihres Lichtbedürfnisses nicht unter 100 m hinabgehen. Daraus ergibt sich die erwähnte Kurve, welche das alles zur Genüge zeigt. Etwas anders liegen die Dinge in der Antarctis. Die hübsche Schichtung des Planktons, welche wir auf S. 372 ausführlicher schilderten, kommt nicht durch „Gleichgültigkeit" gegen die Temperatur zustande, sondern durch die geringen Wärmeunterschiede in verschiedenen Tiefen, welche dem Licht alle Wirkung überlassen. Wenn wir die Tabelle auf S. 353 ansehen, müssen wir sagen, daß die Temperaturdifferenzen in der Antarctis weder Unterschiede in der Vermehrung, noch Vertikalströme bedingen können. Die durch Licht ausgelöste Zonenanordnung kommt rein zur Geltung, jede Art zeigt selber ihr Optimum an.

Dasselbe gilt für die in der Tabelle S. 370 wiedergegebenen Befunde, die Temperatur betrug an der Oberfläche 8,6°, bei 30 m 8,6°, bei 50 m 7,45°.

Im Indischen Ozean sind die Temperaturen natürlich ganz anders, aber eine Wärmeschichtung, die innerhalb der Gedeihzone von Bedeutung wäre, ist nicht zu verzeichnen (S. 353), so daß auch hier das Licht als bestimmend für die vertikale Verteilung in Anspruch genommen werden muß. Für den Atlantischen Ozean spricht Lohmann das Licht als den entscheidenden Faktor für die 100 m-Grenze an, die in Fig. 728 wiedergegeben ist.

Fig. 730 zeigt die Anordnung von Cryptomonas. Die Zahl der Individuen nimmt von 0 bis 3 m zu. Der Sauerstoffgehalt ist durch die ganze Schicht gleich; die Temperatur wird es auch sein. So möchte ich annehmen, daß der Protist bei 3 m seine optimale Helligkeit hat. Das Licht an der Oberfläche kann etwas zu stark sein. Ob die ganze Verteilungsfigur aber durch das Licht bedingt sei, wage ich nicht zu entscheiden. Der Abschluß nach unten kann sehr wohl durch den geringen Sauerstoffvorrat bedingt sein, wie RUTTNER das will.

Wirbeln denn aber die Strömungen nicht unsere ganzen Theorien durcheinander? Schon oben haben wir dargelegt, daß trotz den horizontalen Wasserbewegungen das Plankton an einem bestimmten Punkt annähernd konstant bleibt. Fast dasselbe muß man bezüglich der Vertikalzirkulation behaupten, indem man an das auf S. 294 über die Straße von Messina Gesagte erinnert. LOHMANN betont, daß auch in den Ozeanen die Planktonschichtung vielfach nicht durch die Wasserbewegung alteriert wird. Demgegenüber steht freilich das, was man über die Winterverteilung in Binnenseen kennt. Die Sache wird also wohl von Fall zu Fall beurteilt werden müssen.

Ein ordentlicher Seegang wühlt im Zürichsee (LOZÉRON) die schönen Schichten ebenso durcheinander wie in den Wisconsin-Seen (BIRGE und

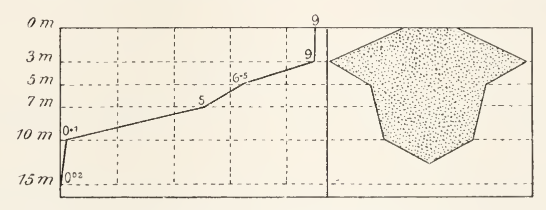



Fig. 730 n. RUTTNER. Die Verteilung von *Cryptomonas* im Lunzer See. Die Kurve gibt an, wieviel ccm $O_2$ im Liter enthalten sind.

JUDAY), und natürlich wird auch im Meer die Anordnung soweit gestört, als die Wellenwirkung hinabreicht. Sie scheint aber auch unschwer wiederhergestellt zu werden, wenn die Planktonten nach Beruhigung des Wassers neue Wucherungen in die Wege leiten.

Nun noch die Sprungschicht! Sie bildet zweifellos in kleinen, flachen Seen schon deswegen eine scharfe Grenze, weil unterhalb derselben der $O_2$-Gehalt ein ganz anderer ist als oberhalb. Wir brauchen nur an die Verhältnisse in den nordamerikanischen Seen (S. 247) zu erinnern, wo mit der Sprungschicht der Sauerstoff wie abgeschnitten erscheint. Die Algen können eben deshalb nicht unter die Thermokline vordringen, sie häufen sich in dieser und vermehren sich gewaltig unter den auf S. 240 beschriebenen Stoffumsetzungen. Das ist natürlich nur möglich, wenn Sprungschicht und optimale Helligkeit zusammenfallen, oder wenn zum mindesten das disponible Licht für die Vermehrung ausreicht. Aber Sprungschicht und Planktonmaximum sind keineswegs untrennbar verbunden, sie können sich gegenseitig verlassen. Die Planktonschichtung im Zürichsee (S. 374) ist unabhängig von der Thermokline. An der Station, welcher die Tabelle auf S. 370 entnommen ist, hörten die Diatomeen bei 50 m ganz auf, die Sprungschicht lag viel tiefer, sie ist vor den Planktonten gleichsam davongelaufen. Umgekehrt findet SUCHLANDT im See von Davos Asterionella im Maximum bei 20 m, während die Sprungschicht bei 10 m liegt.

Sphaerocystis und Pandorina reichen im Zürichsee weit unter die Sprungschicht hinab. So kann SUCHLANDT davon sprechen, daß die Thermokline durchbrochen wird, und tatsächlich durchsetzen die von ihm gezeichneten Planktonkurven einfach die Thermokline. Dasselbe ist aus den in Fig. 729 wiedergegebenen Bildern zu ersehen. Auch GRAN spricht von solchen Fällen. Die Temperatur übt also keinen Einfluß aus.

Im Atlantischen Ozean liegt die Sprungschicht bei 25—80 m, im Indischen bei 90—140 m, im Stillen bei 110—180 m. LOHMANN mißt ihr aber im allgemeinen keine nennenswerte Bedeutung für die Planktonschichtung bei, weil sie lange nicht so scharf abgesetzt ist wie in den kleineren Binnengewässern. Wo freilich der Wärmewechsel auf 25 m Tiefenabstand mehr als 2° beträgt, sind die Wirkungen stärker; z. B. fehlt Calyptrosphaera in solchen Gebieten des Ozeans ganz. Diese Erscheinung wird wohl rein auf Rechnung der Temperatur zu setzen sein.

In jedem Fall ist die „Vernachlässigung" der Sprungschicht nur möglich, wenn unterhalb derselben keine Hemmungen gegeben sind. Dazu gehört vor allem die Anwesenheit von Sauerstoff, und SUCHLANDT zeigt denn auch, daß im Davoser See dieses Element fast in allen Tiefen ausreichend geboten ist — ganz im Gegensatz zu dem, was BIRGE und JUDAY für Wisconsin beschreiben.

## 2. Benthos.

### *a*) Im weißen Licht.

Wenden wir uns jetzt zu den festsitzenden Algen, so fragen wir wie beim Plankton, wie weit das Benthos in dys- und aphotischen Regionen noch leben könne.

In den meisten Süßwasserseen gehen festgewachsene Algen kaum unter 30 m hinab, das gilt z. B. für den Genfer und Vierwaldstätter See (FOREL, CHODAT), für den Bodensee (KIRCHNER und SCHRÖTER, W. ZIMMERMANN gibt mündlich 40 m als größte Tiefe für Algenwuchs an, die eigentliche Gedeihzone geht aber nicht unter 32 m hinab), den Würmsee (BRAND) und für viele andere. In den Meeren wachsen die Tange häufig auch nicht viel tiefer, so z. B. finden sie ihre untere Grenze im Murmanischen Meere (KJELLMAN) bei ca. 40 m, an den grönländischen Küsten (ROSENVINGE) bei 40—60 m, im Quarnerischen Golf (LORENZ) bei 60—70 m usw. (s. KYLIN, COTTON, BÖRGESEN, JÖNSSON u. a.). Indessen steigen sie in sehr klaren Gewässern noch weiter hinab, dredschte doch BERTHOLD bei Capri, Ponza und Ventotene noch Algen aus 120—130 m und KJELLMAN solche (Ptilota pectinata u. a.) nördlich von Spitzbergen aus 150 Faden = 270 m Tiefe. Ob es sich im letzten Falle nicht um losgerissene Tange handelte, mag dahingestellt sein (S. 284).

Freilich können Algen sehr lange Perioden der Dunkelheit überstehen; nach KJELLMAN herrscht unter dem Eise in der Polarnacht ein reges Algenleben und SKOTTSBERG sah in der Antarctis Algen durchaus gut gedeihen, welche im Winter nur für 2—3 Stunden am Tage Licht erhielten. Über den Sinn dieser Vorgänge unterhalten wir uns noch an anderer Stelle.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen wird uns die Kleinarbeit weiterbringen. Wir betrachten einen Busch von Fucus vesiculosus mit den auf und unter ihm wachsenden Algen. Am Fuß des Ganzen und im Schatten der Zweige leben ganz andere Formen als an deren Spitzen, und jede Art okkupiert einen Platz von bestimmter Helligkeit. Laminarien verhalten sich ähnlich (COTTON u. a.).

Genau so, oder noch besser, konnte Berthold die konstante Anordnung der verschiedenen Formen an Cystosira granulata verfolgen. Er schreibt darüber: „Trägt z. B. die Oberseite Haliseris, Dictyota, Chylocladia parvula und ähnliche, so drängen sich unter diesen und seitlich Dasya squarrosa, Antithamnion und andere kleinere Formen zusammen. Wo ein größerer geschützter Raum vorhanden, da finden sich Peyssonelia squamaria und P. rubra, auch wohl Lithophyllum expansum ein und wenden ihre Flächen dem Lichte zu. Chrysymenia, Rhodophyllis usw. vereinigen sich mit ihnen. Noch mehr (vor Licht) geschützt folgen dann die Callithamnien, Plocamium, Delesseria, Valonia utricularis, Halopteris in kleinen, gestauchten Exemplaren, der Größe der schützenden Decke sich anpassend. Die vom Licht abgewendete Unterseite ist schließlich gewöhnlich ganz vegetationslos.“

Die gleiche Miniaturbetrachtung ist auch anwendbar auf Pfähle, einzelne Steinblöcke usw., die ebenfalls in konstanter Reihenfolge bestimmte Formen tragen. In der Ostsee sah ich z. B. mehrfach an Pfählen Gürtel von Ceramium rubrum, denen in etwas größerer Tiefe, also bei geringerem Licht, Polysiphonia nigrescens folgte.

Im Süßwasser ist es nicht anders. Andreesen und Walker besprechen den Hackberry-See. Sie fanden an Scirpus Chaetophora elegans. Die Alge bildet um die Binsen ein Band, das bis 20 cm Tiefe hinabreichen mochte, aber gut ausgebildet nur bei 2—10 cm war. Nach unten wurde die Grünalge abgelöst durch Nostoc glomeratum, das auf 20—40 cm beschränkt war, und Rivularia Pisum, die sogar auf eine Tiefe von 30 bis 40 cm lokalisiert erschien. So im Sommer; im Frühling rückte Nostoc glomeratum mehr gegen die Oberfläche vor und mischte sich unter Chaetophora. Auch das kann aus verschiedener Lichtintensität zu verschiedener Zeit erklärt werden. Ich habe dieses Beispiel aus weiter Ferne angeführt, um zu zeigen, daß überall in der Welt Gleiches oder Ähnliches gefunden wird. Jeder aufmerksame Beobachter kann bei sich daheim solche Beispiele ins Ungemessene vermehren.

Im Großen wiederholen sich dieselben Dinge. Im Würmsee, Bodensee, Genfer See usw. läßt sich eine Charen-Zone und unterhalb derselben ein Nitella-Gürtel erkennen. Die Grenze zwischen beiden mag sich in der Regel bei 8—10 m Tiefe befinden. Es ist kaum zweifelhaft, daß Chara auf etwas größere Helligkeit abgestimmt ist und deshalb die seichteren Standorte wählt. In kleineren Seen läßt sich ähnliches nicht bloß an Algen, sondern auch an höheren Pflanzen verfolgen. Wo z. B. Litorella und Isoetes lacustris gemeinsam vorkommen, besiedelt erstere die oberen, helleren Regionen, letztere geht etwas tiefer in wenig lichtärmere Zonen hinab. Dasselbe gilt für Ceratophyllum, das eventuell im Schatten anderer Wasserpflanzen Schutz sucht.

Auch in der freien Ostsee, auf Steingrund, konnte ich beobachten, daß Ceramium rubrum und Polysiphonia nigrescens, die wir schon erwähnten, ihrem Lichtbedürfnis gemäß zueinander fast stets die gleiche Stellung haben; die erste Floridee pflegt etwas seichter zu wachsen als die andere, wenigstens dort, wo keine anderen Faktoren störend eingreifen.

Für die Küsten Islands hat Jönsson Tabellen gegeben, welche die Anordnung der Algen in verschiedenen Tiefen klar legen. Ich wähle einiges aus.

In der oberen Liotralzone, also in Gebieten, welche bei Ebbe frei liegen, wachsen

Ulothrix flacca
Monostroma groenlandicum
Ectocarpus tomentosus
Sphacelaria britannica
Fucus vesiculosus
Fucus serratus
Porphyra umbilicalis

Die untere Litoralzone, welche nur bei Springtide entblößt wird, lassen wir unberücksichtigt und nennen Arten, welche unterhalb derselben gedeihen. Die Meterzahlen bedeuten den Platz, welchen die Alge unter der unteren Litoralzone einnimmt:

Ceramium rubrum 0—10 m
Ectocarpus siliculosus 0—10 m
Monostroma Grevillei 0—10 m
Polysiphonia urceolata 0—15 m
Delesseria alata 0—20 m
Sphacelaria radicans 1—15 m
Laminaria nigripes 1—20 m
Lithothamnion glaciale 1—25 m
Chantransia Alariae 6—10 m
Laminaria saccharina 6—30 m
Euthora cristata 6—40 m
Delesseria sinuosa 6—45 m
Ptilota plumosa 6—50 m
Polysiphonia arctica 11—55 m
Omphalophyllum ulvaceum 12—40 m
Turnerella Pennyi 12—45 m
Laminaria faeröensis 16—30 m
Lithothamnion Ungeri 16—30 m
Desmarestia viridis 16—40 m
Lithothamnion tophiforme 26—35 m

Nach dem, was wir im Kapitel über den Wellenschlag gesagt haben, unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, daß die skizzierte Anordnung nicht allein durch das Licht bedingt ist, aber es steht ebenso fest, daß dieses nicht gleichgültig sei. Man vergleiche nur das, was auf S. 378 über Fucus vesiculosus gesagt wurde.

In all den Seen und Meeren, deren Ufer sanft ins Wasser abfallen, treten die Wirkungen des Lichtes auf die Verteilung der Algen nicht so markant und so frappierend hervor, wie dort, wo Felsen und Klippen ihre steilen Wände und Abhänge tief unter das Meeresniveau hinabsenken. Die scharfen Schatten, welche sie erzeugen, sorgen noch besonders für eine scharfe Abgrenzung der Areale, welche die auf verschiedenes Licht gestimmten Formen einnehmen.

Je weniger Bewegung im Meere herrscht, um so weniger wird die Lichtwirkung beeinträchtigt, deshalb treten z. B. im Golf von Neapel die Dinge, die uns momentan beschäftigen, weit klarer in die Erscheinung als in nordischen Meeren oder an den exponierten Riffen des Südens. Auch hier ist natürlich eine Lichtwirkung zu verzeichnen (s. Svedelius), aber die Wasserbewegung tritt für den Beschauer ganz zweifellos in den Vordergrund — und für die Algen doch wohl auch. Bezeichnend ist es jedenfalls, daß alle oben erwähnten nordischen Gelehrten über das Licht so wenig, über die Brandung so viel zu sagen wissen.

Immerhin liegen einige Angaben vor. Gail fand in der Nähe der Puget-Sound-Station Fucus evanescens an der Nordseite der Klippen usw. auf einen Gürtel von ½ m beschränkt, während auf der Südseite eine Zone von 2 m Breite gut gedieh. Pflanzen, welche dauernd untergetaucht waren, gingen schon in ganz geringen Tiefen zugrunde. Die Keimlinge jenes Fucus vertrugen höchstens ein Hinabsenken auf 30 cm unter die Wasseroberfläche, die erwachsenen Pflanzen nahmen bei 1 m keinen wesentlichen Schaden. Es scheint fast als ob jener Tang zeitweilig vom Wasser entblößt werden müsse, um helles Licht zu genießen, doch ist das nicht ganz klar. Jedenfalls erinnern die Versuche an die Befunde Linsbauers, in welchen schon in ½ m Tiefe das Licht gewaltig geschwächt war.

An der Flut- resp. Ebbegrenze bei Neapel gedeihen im relativ hellen Licht Enteromorphen, Ulven, Cladophoren usw. und ihnen folgen auf dem Fuße zahlreiche braune Algen, besonders Ectocarpus, Cystosira, Padina usw., die im Süden die charakteristische Vegetation seichter, stets sonniger Küstenregionen darstellen; auch im Norden sind ja an solchen Punkten Fucus mit Ectocarpus, Scytosiphon usw. sehr verbreitet.

Etwas Schatten suchen Stypocaulon, Rytiphloea, Bryopsis cupressoides, Codium adhaerens u. a., d. h. sie gedeihen besonders dort, wo an einigen Stunden des Tages Schatten herrscht, während sie zu anderen Stunden besonnt sind.

Besonders bevorzugt aber wird von vielen Algen die Schattengrenze, d. h. Orte, an welchen den ganzen Tag diffuses Tageslicht von einiger Intensität herrscht; hier drängen sich nach Berthold zahllose Formen zusammen, die gar nicht alle aufzuzählen sind, vorzugsweise sind es Florideen, doch mengen sich unter diese auch braune und grüne Algen, besonders Siphoneen, wie Codium tomentosum. Leicht zu beobachten ist diese Vegetation an der Nordseite steil abfallender Felseninseln, z. B. an Nisita und Capri, und wer einmal von der »Gran Marina« nach der blauen Grotte auf Capri rudert, kann alle Übergänge von der sonnigen Phaeophyceenvegetation bis zu dieser Schattenflora verfolgen.

Lokalitäten, welche das helle, diffuse Tageslicht nicht mehr voll erhalten, werden ärmer an Algen, und zwar, wie vorauszusehen, um so mehr, je mehr am jeweiligen Standorte das Licht eine Schwächung erfährt. An Plätzen mit mäßigem Licht finden sich Haliseris, Peyssonelia (mit Plocamium und Antithamnion cruciatum), Valonia, Udotea, Palmophyllum, Halopteris (mit Delesseria Hypoglossum und Nitophyllum uncinatum) Callithamnion elegans, Lithophyllum Lenormandi usw.

In dieser Zusammenstellung wurde die Rheihenfolge so gewählt, daß die lichtbedürftigsten Typen voranstehen, während die mehr oder weniger lichtscheuen an das Ende gesetzt sind, Haliseris kann gelegentlich gar in besonnte Stellen geraten und verträgt keine sehr große Beschattung, Callithamnion elegans und Lithophyllum dagegen wachsen nur an Orten, die für unser Auge schon starken Schatten aufweisen, z. B. im Eingange von Grotten, wie sie an Felsenküsten so häufig sind. Sie stellen freilich auch gleichsam die letzten Ausläufer der Algenvegetation dar, welche sich in Gebiete mit ungenügendem Licht hinein erstrecken (s. a. Schiller).

Je geringer das Licht, um so zahlreicher die Florideen. Dieser Satz gilt im allgemeinen für die nördlichen Gebiete und auch noch für das Mittelmeer; in den Tropen dagegen, z. B. auf den Korallenriffen Indiens (Svedelius), rücken ziemlich viele Florideen in die grellste Beleuchtung empor, derart, daß sie (S. 277) stundenlang freiliegen können.

Wir haben zunächst nur von mehr oder weniger schattigen Lokalitäten, von Felshängen, Felsgrotten usw. an der Oberfläche gesprochen, müssen aber jetzt auch einmal nach der Tiefenverteilung an jenen fragen.

Um beim Süßwasser zu beginnen, erwähnen wir den Bodensee. An den unterseeischen Molassewänden, welche steil abstürzen, unterscheidet Lauterborn drei Zonen. In 0—10 m Tiefe herrschen Schizothrix und Rhizoclonium, bei 10—25 m finden sich in ganz charakteristischer Weise die Rasen von Aegagropila profunda, und die Steilwände unterhalb 25 m bis zu 35 m nimmt Gongrosira codiolifera ein.

Für das Mittelmeer können wir feststellen, daß die Algen, welche den stärksten Schatten am Niveau des Wassers aufsuchen, auch am weitesten in die Tiefe hinabsteigen. Die Lithophyllen, Udotea, Palmophyllum und

viele andere finden wir bei 50 m und noch viel größerer Tiefe auf den »Secchen« im freien Golf wieder. Ja, RODRIGUEZ (s. a. DAVIS) fand z. T. die gleichen Arten noch bei 120—130 m.

Diese Beobachtungen stimmen mit meinen Kulturerfahrungen weitgehend überein; ich brachte Rhodomelen, Polysiphonien u. a. zur Frucht- und Sporenreife, gleichgültig, ob ich sie hinter doppelwandigen Glasgefäßen, welche nur grünes oder blaues Licht durchließen, oder hinter Tuscheprismen (S. 368) kultivierte, die Strahlen jeglicher Gattung durchlassen. Es kam immer nur auf die Intensität das Lichtes, nicht auf dessen Farbe an.

### β) Farbiges Licht.

ORSTEDT hatte in Anlehnung an die seinerzeit üblichen Bestrebungen in der Pflanzengeographie auch im Meer verschiedene Tiefenregionen angenommen; in einer grünen, einer braunen und einer roten Zone sollten die Tange gleichsam übereinander geschichtet sein. Ihm sind gelegentlich auch andere Botaniker gefolgt. Allein so schematisch lassen sich die Dinge nicht fassen, das betonte schon KJELLMAN, und besonders BERTHOLD zeigte, daß speziell für den Golf von Neapel von einer solchen Regionenteilung nicht die Rede sein kann. Gewiß, in bestimmten Gegenden treten solche verschiedenfarbigen Zonen bei oberflächlicher Betrachtung der Dinge hervor, und auch bei genauerer Prüfung ergibt sich, daß g a n z i m a l l g e m e i n e n die grünen und braunen Algen mehr die Licht-, die roten mehr die Schattenformen sind, aber im einzelnen werden doch die Glieder der verschiedenfarbigen Verwandtschaftskreise so durch einander geschoben, daß in dieser Richtung kaum eine Regel, geschweige denn ein Gesetz zu statuieren ist; und solange Florideen in reichlicher Menge z. B. im Schatten von Fucus oder Cystosira leben, solange darf man nicht von Farbenregionen reden. Man hat denn auch den »Ørstedtismus« verlassen, und LORENZ, KJELLMAN, ROSENVINGE, COTTON, KYLIN, BORGESEN, JÖNSSON u. a. haben sich darauf beschränkt, Genossenschaften aufzustellen, deren teils rote, teils braune oder grüne Glieder durch gleichartige Anpassung an äußere Lebensbedingungen zusammengeführt werden.

Später freilich hat ENGELMANN den alten ORSTEDT in gewissem Sinne wieder aufleben lassen, im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über Farbe und Assimilation, die wir auf S. 189 erwähnten. Dort schon zeigten wir, unter Hinweis Fig. 662, daß in der Tiefe blauer oder grüner Meeresabschnitte die Rotalgen relativ viel, die Grünalgen relativ wenig nutzbare Strahlen vorfinden. Deshalb sind nach ENGELMANN die Florideen beim Kampf um den Platz dort unten bevorzugt, während Chloro- und Phaeophyceen in den oberen Regionen im Vorteil oder doch den Florideen mindestens gleichgestellt sind. ENGELMANN betont auch noch besonders, was wir schon andeuteten, daß die roten und gelben Strahlen nahe der Oberfläche für die Florideen zwar unnütz sind, aber ihnen doch nicht zu schaden brauchen. STAHL hat dann in seinen Erörterungen über Laubfarbe und Himmelslicht ENGELMANNS Theorie auch auf die grünen Laubpflanzen ausgedehnt.

Noch schärfer fast als ENGELMANN hat sein Schüler GAIDUKOV die Auffassung von der komplementären Anpassung vertreten und sich besonders auch gegen das gewendet, was ich auf Grund BERTHOLDscher und eigener Erfahrung oben vortrug (S. 381). Er kultivierte Oscillarien hinter farbigen Lösungen oder Gläsern und sah, daß sie die Komplementärfarbe annahmen. Im roten Licht wurden sie grün, im grünen rot, im blauen braungelb usw.;

und diese so erworbenen Färbungen erhielten sich auch dann, als die Pflanzen im weißen Licht weiter kultiviert wurden.

Diese Beobachtungen haben keineswegs allgemeine Bestätigung erfahren. Schindler in Verbindung mit Magnus, Boresch u. a. wiesen nach, daß der Vorrat an Stickstoff- oder Eisenverbindungen die Farbe beeinflußt. Eine Komplementär-Adaption konnten sie nicht finden. Neuerdings aber mehren sich die Angaben, wonach doch etwas Derartiges nachweisbar ist. Dangeard gibt an, daß Lyngbya im weniger brechbaren Teil des Spektrums eine grüne Farbe annimmt, während freilich der ganze Spektralbezirk von gelb bis violett keinerlei Farbänderungen auslöst. Boresch entwarf mit Hilfe eines geradsichtigen Prismas ein Spektrum auf seine Kulturen von Cyanophyceen und fand, daß sie im roten Licht blaugrün, im grünen Licht mehr weniger violett werden; blaue Strahlen sind unwirksam. Harder freilich fand bei seinem Phormidium die rein grünen Strahlen unwirksam, während gerade Blau eine Rotfärbung hervorrief. Sonach ist nicht jeder Teil des Spektrums befähigt, komplementäre Anpassungen auszulösen, wie Gaidukov das angegeben hatte. Harder betont noch, daß es sich nicht um die Wellenlänge allein, sondern auch um deren Intensität handle. Danach wäre es nicht ausgeschlossen, daß auch noch andere, als die von Boresch wirksam befundenen Strahlen Adaption auslösen, wenn sie nur intensiv genug sind.

Aus allem ergibt sich, daß die Frage der Farbenänderung eine sehr verwickelte ist. Zunächst ist eine solche nicht einmal für alle Cyanophyceen, sondern nur für einige Arten sichergestellt; aber es muß zugegeben werden, daß die Möglichkeit eines solchen Nachweises für die höheren Gruppen näher rückt, und es soll nicht unerwähnt bleiben, daß Ähnliches auch wohl im Freien vorkommt.

Nadson wenigstens fand, daß nicht bloß Cyanophyceen, welche in Muschelschalen, Kalkgestein usw. leben (s. unten), sondern auch die in gleicher Weise vegetierende Conchocoelis (= Ostreobium) im tiefen Wasser rot, im flachen grün erscheinen und diese Färbungen je nach der sie überlagernden Wassermasse abändern können. Die Farbenänderung geschieht nach Nadson durch ein rotes, wasserlösliches Pigment, das in die Chromatophoren eingelagert wird.

Lauterborn fand im Bodensee bei 10—15 m Tiefe eine Gongrosira, welche ebenfalls rotviolette Chromatophoren besitzt. Geitler wies zwischen den Rasen von Fontinalis bei 8—12 m Tiefe im Lunzer Untersee braune, rote und blaue Flagellaten und Protophyten in ziemlich großer Zahl nach, während er rein grüne Formen weitgehend vermißte (Pascher, Steinecke).

Denkbar wäre danach auch, daß Grünalgen wie Bryopsis, die schon Spuren roter Farbe enthalten (**1**, 407), diese bei entsprechender Behandlung vermehren.

Was nun meine eigene Auffassung betrifft, so habe ich die Grundlagen der Engelmannschen Auffassung nicht bestritten. Ich stimme mit ihm auch darin überein, daß die Strahlen an der Oberfläche des Wassers nicht schädlich für Florideen sein müssen. Diese ertragen alle Wellenlängen; aber sie arbeiten mit den grünen Strahlen, und deswegen sind sie besonders in der Lage, in große Tiefen hinabzusteigen. Der Unterschied in den Auffassungen zwischen Engelmann und seinen Nachfolgern auf der einen Seite, Berthold, mir und manchen anderen Forschern auf der anderen Seite besteht darin, daß jene auch heute noch diese Faktoren maßgebend sein lassen, während ich der Meinung bin, daß heute in erster Linie die Intensität des Lichtes über die Verteilung der Algen entscheide.

Leugnen wir damit, daß Wasser- und Algenfarbe heute jederzeit aufeinander abgestimmt sind, so bleibt eine andere Frage, und darauf habe ich schon früher aufmerksam gemacht, ob nicht etwa die Wasserfarbe einstmals bei der Entstehung der roten Formen eine Rolle gespielt habe, ob dieselben nicht in der Tiefe des Meeres geworden und ob nicht vor langen Epochen ØRSTEDTS Zonen in Geltung waren. Man könnte dann annehmen, daß spätere Wanderungen der Chlorophyceen nach abwärts, der Rhodophyceen nach aufwärts eine Störung der ursprünglichen Anordnung herbeiführten.

BRUNNTHALER hat insofern ähnliche Auffassungen vertreten, als er die Rhodophyten zu einer Zeit entstehen läßt, in welcher die Erde in einen Wasserdampfmantel eingehüllt war; damals hatten nach ihm die grünen Strahlen die größte Energie. An sie paßten sich die roten Algen an. Später hat auch nach BRUNNTHALER eine Verteilung Platz gegriffen, die nicht mehr von der Komplementärfarbe abhängt.

Mein Widerspruch gegen ENGELMANN-GAIDUKOV gründet sich vor allen Dingen auf Versuche und Beobachtungen, welche z. T. schon erwähnt sind (S. 367). Ich füge hinzu: Zahlreiche Florideen steigen aus der Tiefe empor und finden sich in Grotten oder an der Nordseite von Felsküsten; z. B. kann man intensiv rot gefärbte Nitophyllen, Callithamnien usw. an der Schattenseite von Nisita oder Capri vom Boot aus mit der Hand greifen. Daneben kommen dann andere dunkler oder heller (violett usw.) gefärbte Formen vor. Ich sehe darin eine einfache Schattenwirkung. Diese dürfte auch in einer eigenartigen Anordnung von Algen, welche mir ZIMMERMANN mündlich mitteilte, gegeben sein. Er fand im Bodensee bei 15—30 m Tiefe am Gestein vorwiegend Chlorophyceen (Cladophora) an den hellsten Stellen, eine Braunalge hatte sich bei mittlerer Beleuchtungsstärke angesiedelt, die rote Hildenbrandtia bewohnte die dunkelsten Winkel.

GAIDUKOV wendet ein, daß die Grotten ihr Licht durch dicke Wasserschichten erhalten, und daß blaues Licht die Algen treffe. Jedenfalls ist dem nicht überall so; denn die „Grotta del Tuono" bei Neapel ist ganz flach; bei ihr kann von unterseeischer Beleuchtung keine Rede sein, und doch beobachten wir auch hier die gleichen Algenvorkommnisse. Auch STAHL kann ich nicht zustimmen, wenn er vermutet, daß an den erwähnten Orten der intensiv blaue Himmel Italiens durch die in jenem Licht vorzugsweise enthaltenen Strahlengattungen eine besondere Wirkung ausübe. Ein Beweis für das Vorherrschen bestimmter Strahlengattungen ist jedenfalls bislang nicht erbracht.

Wenn ferner GAIDUKOV meint, die Verfärbungen, welche BERTHOLD und ich bei intensiver Beleuchtung an vielen Algen wahrnahmen, seien ein Beweis für eine komplementäre Anpassung, so muß ich dem doch widersprechen. Solche Dinge muß man gesehen haben, um zu wissen, daß das kaum möglich ist. Polysiphonia und Ceramium kommen z. B. bei Warnemünde in 2—3 m Tiefe, oft schon bei $^1/_2$ m vor. Färben sie sich am gleichen Standort im Winter schön rot, im Sommer blaß, so kann das doch kaum an der Wasserfarbe liegen, die bei 2 m erst eben anfängt, grünlich zu werden!

Dazu kommt, daß ich so und so viele Florideen längere Zeit im Schatten von Tuscheprismen gezogen habe, die bekanntlich alle Spektralfarben gleichmäßig absorbieren. Hier wurden Polysiphonien, Rhodomela usw. bei starker Belichtung hell-, bei Beschattung dunkelrot. Oscillarien wuchsen mir auf Tontellern sehr gut und in Masse. Setzte ich diese an ein Fenster, an welchem sie nicht von direktem Sonnenlicht getroffen wur-

den, so wurden die Pflänzchen an den hellsten Stellen strohgelb, an den dunkleren blaugrün. Nadson u. a. berichten Ähnliches. Eine Farbenwirkung vermag ich darin einstweilen nicht zu erkennen.

Erklärt wird aus komplementärer Anpassung auch nicht, weshalb, wie schon erwähnt, am gleichen Standort die einen Florideen hell, die anderen dunkler oder gar violett usw. gefärbt sind. Ebensowenig ist aus jener Auffassung heraus verständlich, weshalb den Phyllophoren, Helminthocladien usw. ein brauner, den Furcellarien, Polyides u. a. ein mehr gelblicher Farbenton eigen ist? Weshalb wird Gigartina Teedii bei Neapel am Niveau fast grün und ebenso manche andere Florideen auf den Riffen von Ceylon? Die Bostrychien des Brackwassers werden als schmutzig violett geschildert, Batrachospermum und Lemanea endlich haben eine Färbung, die kaum noch an Florideen erinnert.

Wir wissen jetzt durch Kylin einiges über die Farbstoffe, welche hier auftreten. Weshalb bald der eine, bald der andere in den Vordergrund geschoben wird, darüber sagt die Komplementärtheorie keineswegs etwas aus; und doch wäre dies alles erst zu prüfen, wenn man ihr endgültig zustimmen soll.

Einen ersten Versuch in diesem Sinne hat Richter gemacht. Er bestimmte vergleichsweise die Assimilationsenergie grüner und roter Algen im Sonnenlicht, im Schatten und hinter farbigen Schirmen. Dabei fand er, daß jene nicht sowohl von der Farbe, als von der Intensität des angewandten Lichtes abhänge; infolgedessen stellt er sich ganz auf den Standpunkt von Berthold und Oltmanns. So willkommen das ist, vermag ich doch gewisse Bedenken gegenüber den Befunden nicht zu unterdrücken, weil mir keine genügenden Bestimmungen über die jeweils angewandten Lichtstärken vorzuliegen scheinen. Nicht ganz wollen auch die Versuche von Nadson zu Engelmanns Theorie passen; ihm wuchs Stichococcus bacillaris im rotgelben Licht sehr dürftig, im Blau dagegen gut, fast wie im weißen Licht.

Experimentell geprüft ist diese Frage auch von Sauvageau, Heilbronn, Boresch und Harder. Die drei Erstgenannten haben eine komplementäre Anpassung bei Florideen nicht finden können, Harder hat diese Gruppe nicht experimentell behandelt. Sauvageau und Heilbronn stimmen mir fast vollständig zu. Boresch vermutet, daß Phycocyan und Phycoerythrin für die oberflächlich im Schatten wachsenden Florideen nicht bloß nicht schädlich, sondern sogar vorteilhaft seien. Sie können ja nicht bloß mit roten, sondern auch mit grünen Strahlen arbeiten, und das ermögliche ihnen eine Photosynthese auch im tiefen Schatten. Die Sache ist diskutabel.

Harder hat, wie wir schon oben (S. 190) erwähnten, dargetan, daß es in den Versuchen nicht bloß auf die Intensität des im Experiment wirkenden Lichtes ankommt, sondern auch auf Vorleben im Licht. Unter starker Beleuchtung aufgezogenes Material assimiliert im starken Licht relativ besser als im schwachen Licht gewachsenes, unabhängig von der Farbe des Lichtes, und umgekehrt nutzen Schattenpflanzen schwaches Licht zur Photosynthese besser aus als grelles. Das gilt auch für höhere Pflanzen, wie auch Stalfeldt und Lundegårdh zeigten. Harder schließt daraus, daß v. Richter wohl teilweise richtig beobachtet habe, und meint weiter, daß die Wirkung der Farbe durch die Intensität verschleiert werden könne. Damit kommt er denn auch teilweise zur Billigung meines Standpunktes.

Durch diese Untersuchungen ist noch nicht alles geklärt, aber sie lassen doch hoffen, daß weitere Versuche, sei es an Cyanophyceen, sei es an Florideen, Erfolge zeitigen werden.

Daß die Dinge nicht einfach liegen, zeigt auch WURMSER. Er gibt an, daß Chondrus und Rhodymenia, wenn sie an der Wasseroberfläche ergrünt sind, viel schwächer assimilieren als im roten Zustande. Er hält die grünen Formen nicht für ganz normal und sagt, sie hätten weniger Chlorophyll als die tief roten. Auch BORESCH hält das Ausbleichen der Cyanophyceen für einen anormalen Prozeß, der allerdings nicht zur vollständigen Zerstörung führt, er kann unterbrochen werden, wenn man die Algen rechtzeitig in normales Licht zurückführt. Auch das ist zu prüfen.

Schließlich noch eine Frage: Weshalb sind die Planktondiatomeen, welche bei 100 m Tiefe die Schattenflora zusammensetzen, nicht rot oder wenigstens anders gefärbt als die an der Oberfläche lebenden?

## d) Lichtschutz.

An den jeweiligen Algenstandorten ist die Lichtintensität natürlich nicht konstant, sie wechselt nach dem Wetter und erst recht nach den Jahreszeiten. Mit solchen Varianten finden sich kleine kurzlebige Arten, wie BERTHOLD zeigte, einfach dadurch ab, daß sie andere Plätze aufsuchen, und so kann man verfolgen, wie kleine Formen im Sommer weiter in die Tiefe hinabsteigen oder sich in schattige Grotten zurückziehen, um in der dunkleren Jahreszeit wieder im entgegengesetzten Sinne vorzurücken. Perennierende Tange sind dazu natürlich nicht oder doch nur in beschränktem Maße befähigt; sie überdauern die Lichtperioden, welche besonders weit von der optimalen Helligkeit abweichen, durch ein Stadium, in welchem das Wachstum mehr oder weniger sistiert erscheint, oder in welchem sogar einzelne Glieder abgeworfen werden; darüber soll noch etwas mehr in einem späteren Abschnitt berichtet werden.

Vielen Algen aber stehen außerdem während der Wachstumsperiode, zum Teil auch während der Ruhezeit, noch Mittel zur Verfügung, um sich in relativ kurzer Zeit (oft in einem Tage) noch einen besonderen Schutz gegen zu helles Licht zu verschaffen.

Am eigenartigsten ist das I r i s i e r e n hell beleuchteter Sprosse. Chondria, Champia, Chylocladia, Laurencia, Scinaia u. a. (KNY, BERTHOLD). Nitophyllum, Taenioma (SVEDELIUS, FABER) schillern bei auffallendem Licht in prächtig blauen Farben, Cystosira ericoides und C. opuntioides lassen ebenfalls ein bläuliches Oberflächenlicht erkennen, während andere Spezies dieser Gattung, auch Sargassen u. a. unter gleichen Bedingungen weiß erscheinen. Schön grünes Licht werfen Dictyota u. a. zurück, weißglänzend kann Bryopsis erscheinen usw. (BERTHOLD u. a.).

Zunächst sei mit BERTHOLD betont, daß es sich in keinem dieser Fälle um eine Fluoreszenzerscheinung handelt, sondern es werden gewisse Strahlen des auf die Algen treffenden Lichtes von diesen zurückgeworfen; das eine Mal Blau, das andere Mal Grün usw.

Das Irisieren macht sich nur an den Exemplaren der fraglichen Algen bemerkbar, welche an intensiv beleuchteten eventuell an ziemlich stark besonnten Standorten vorkommen; es hört ziemlich rasch auf, wenn die Pflanzen einem diffusen Licht von mäßiger Helligkeit ausgesetzt werden.

Die Farbenerscheinungen kommen in nordischen Meeren viel weniger zur Beobachtung als in südlichen; es kommt wohl auf Abblendung weißen Lichtes oder aber auf teilweise Beseitigung bestimmter Strahlen, vorzugsweise des Blau und Grün, an. Welchen Sinn das letztere hat, mag dahingestellt sein. Da die kurzwelligen Strahlen, wenn sie mit großer Intensität wirken, oft Störungen im Getriebe der Zelle hervorrufen, könnte es auf Beseitigung solcher abgesehen sein.

Untersucht man mit Berthold, Svedelius und Faber hell beleuchtete Sprosse von Cystosira, Chylocladia, Nitophyllum u. a., so findet man in den Oberflächenzellen alle Chromatophoren auf die Innen- und Seitenwände verteilt (Fig. 731), während die Außenwand von einer dichten Masse bekleidet wird, die alle Reaktionen der Eiweißsubstanzen gibt. Diese sind bald lamellös (Fig. 731, *2*), bald körnig (Fig. 731, *1*). Sie müssen für das Irisieren verantwortlich gemacht werden, denn wenn die Lichtstärke herabgesetzt wird, rücken die Chromatophoren nach außen, die Eiweißmassen aber nach innen (Fig. 731, *3*). Die Ähnlichkeit mit dem Vorziehen bzw. Entfernen eines Fenstervorhanges ist sehr groß. Nach Faber sind die beweglichen Eiweißkörper modifizierte Chromatophoren; sie gehen mit diesen aus gemeinsamen Anlagen hervor, die bereits in den Scheitelzellen und Sporen erkennbar sind. Eine Arbeitsteilung in die Farbstoffträger und in die irisierenden Körper findet schon sehr zeitig statt. Letztere besitzen

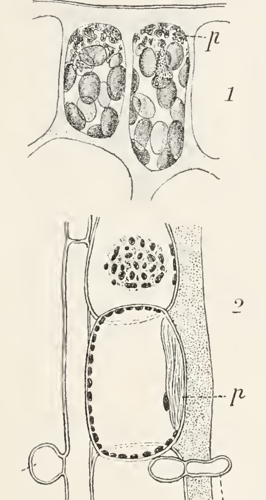






Fig. 731 n. Berthold u. Faber. *1* Zellen von *Cystosira ericoides.* *2* Zellen von *Chylocladia.* *3* Randzelle von *Nitophyllum.* *p* plasmatische Massen, aufgehäuft zum Lichtschutz.

auch ein Stroma und in diesem werden die Körnchen gebildet, welche der Außenwand so auffällig anliegen. Chromatophoren und irisierende Körper reagieren dann phototaktisch verschieden.

Analoge Körper findet Berthold bei Cystosira usw. (Fig. 731, *1*). Bei Dictyota macht er die Kügelchen, welche sich mit Osmium schwarz färben (S. 201), für dieselbe Funktion um so mehr verantwortlich, als auch sie bei heller Beleuchtung gegen die Außenseite rücken, während die Chromatophoren sich nach innen zurückziehen. Bei Derbesia usw. wären nach Noll, Golenkin, Ernst u. a. die auf S. 206 erwähnten Proteinstoffe in ähnlichem Sinne zu deuten.

Wille spricht den in den Oberflächenzellen von Himanthalia gespeicherten Massen eine ähnliche Bedeutung zu, doch möchte man hier, wie in einigen anderen Fällen fragen, ob der Glanz, welcher auch hier beobachtet wird, nicht etwas Zufälliges sei?

Bertholds Auffassungen sind von Ad. Hansen bestritten worden mit dem Hinweis darauf, daß jene mutmaßlich reflektierenden Körper offenbar Reservesubstanzen seien. Selbst wenn es seltsam erscheint, daß Assimilate als Fenstervorhang Verwendung finden, so ist doch keineswegs eine mehrseitige Verwendung solcher Dinge ausgeschlossen. Man denke doch nur an die Blumenblätter von Ranunculus, in welchen eine Lage dicht

stärkehaltiger Zellen ganz zweifellos biologischen Zwecken dient, indem sie den Butterglanz dieser Organe herbeiführt.

Als einen Lichtschutzapparat muß man vielleicht auch unter gewissen Bedingungen das Hämatochrom auffassen. Wir haben gesehen, daß es in fast allen Hypnozygoten und sonstigen Dauerzellen der grünen Algen, der Flagellaten usw. auftritt, und daß es besonders dann in die Augen springt, wenn solche Körper der Austrocknung ausgesetzt sind. Ich erinnere nur an die Zygoten von Chlamydomonaden, an die Hypnocysten von Protosiphon usw. An sie reihen sich auch die Chroolepideen, und gerade bei ihnen konnte Karsten zeigen, daß die gelben Massen im hellen Licht vermehrt, im Schatten reduziert werden. Wie freilich das Hämatochrom im einzelnen wirkt, ist nicht klar, und ob sich seine Anwesenheit bei den im Wasser befindlichen Haematococcen, roten Euglenen usw. in gleicher Weise erklärt, läßt sich vor der Hand auch nicht sagen.

Ebenso unsicher ist es, welche ökologische Bedeutung dem Leuchten der Algen zukomme. Jedermann weiß, daß die auf dem Wasser lagernden Zellen der Chromulina das Licht in ähnlicher Weise reflektieren wie die Schistostega osmundacea. Molisch faßte die hierauf bezügliche Literatur zusammen. Schroeder beschrieb das auf ähnlichen Vorgängen beruhende Leuchten der Melosira Roeseana, welche als Luftalge in Höhlungen lebt etwa wie Schistostega.

Starken Zweifeln bezüglich ihrer Leistungen begegnen farblos-glänzende Zellen, welche bei Antithamnion- und Pterothamnion-Arten schon von Nägeli erwähnt, später von Berthold und Nestler beschrieben wurden. Bruns, Golenkin und Kylin fanden sie außerdem bei Ceramium, Trailliella und Bonnemaisonia. Ihre Entstehung ist recht verschieden; die genannten Forscher berichten darüber. Als Inhaltsbestandteile wurden Proteinkörper erkannt, und da sie zuweilen bei angemessener Behandlung aufleuchten, hat man wohl gefragt, ob sie dem Lichtschutz dienen. Allein nachdem Kylin Jod in ihnen nachwies, wird Skepsis am Platz sein. Wie weit die Auffassungen auseinandergehen, zeigt Schussnig, welcher besagte Zellen als Schwimmblasen anspricht, und Nestler, welcher in ihnen Reservestoffbehälter vermutet.

Berthold machte zuerst darauf aufmerksam, daß die farblosen Haarbüschel, welche bei zahlreichen Algen vorkommen, mutmaßlich dem Lichtschutz dienen. In der Tat kann man, wie ich selber oft verfolgt habe, sehen, daß sich, z. B. an hell beleuchtetem Fucus, ganz rapide aus allen Grübchen farblose Fäden entwickeln und den Tang in eine dichte Haarwolke einhüllen. Auch Codium bekleidet sich bei Belichtung mit einem dichten Haarpelz, ebenso viele andere Algen, entsprechend ihrem Bau und Wachstum. Z. B. werden die farblosen Haarsprosse der Rhodomeleen unter den angegebenen Bedingungen reichlich entwickelt.

Alle diese Vorgänge verknüpfen sich ceteris paribus so prompt mit dem Lichtwechsel, daß man unwillkürlich zu dem von Berthold gezogenen Schlusse gedrängt wird. Allein man muß doch wohl zugeben, daß der Lichtschutz nicht die einzige Aufgabe jener farblosen Haare ist, denn unter veränderten Lebens- und Kulturbedingungen entstehen sie nicht immer gleichmäßig bei der nämlichen Lichtintensität. Ich sah z. B., daß sie nicht bei jeder Konzentration des Meerwassers in derselben Weise zum Vorschein kommen, und K. Rosenvinge führt auch Beispiele an, in welchen Werden und Vergehen der Haare nicht den obigen Voraussetzungen entsprach. Da sucht man denn nach weiteren Funktionen dieser Gebilde, und wir erwähnten schon früher, daß man sie mit den Wurzelhaaren verglichen

und sie als Organe für die Absorption von Nährstoffen im weitesten Sinne angesprochen hat. Reinke war der erste, der diesen Gedanken aussprach. Wille ist ihm gefolgt, auch Rosenvinge, Kuckuck, Kylin, Sauvageau u. a. haben zugestimmt. Daß die farbigen „Haare“, die wir in den verschiedenen Gruppen Assimilatoren nannten, diese Funktion auch ausüben, wird kaum zu bezweifeln sein, warum sollen dann die farblosen nicht auch Ernährungszwecken dienstbar gemacht werden? Freilich, genauere Untersuchung wäre anzustellen und dabei zu prüfen, wie weit etwa die Photosynthese im hellen Licht Beziehungen zur Bildung der farblosen Haare aufweist. Wo viele Assimilate gebildet werden, werden meistens auch viele anorganische Salze verlangt.

Das betonte Kylin neuerdings. Leider ist bislang niemals ein entscheidender Versuch gemacht worden. Es wäre doch aber ein solcher möglich; man müßte wohl Zuwachs oder Gewichtszunahme bei behaarten und unbehaarten Individuen vergleichend bestimmen. Dann würde z. B. die Frage zu beantworten sein, ob Haarbildung und Zunahme bei jeder Intensität im gleichen Verhältnis stehen.

Die Schutz- und Blendvorrichtungen sind nicht jeglicher Lichtintensität gewachsen. Wenn dauernd intensives Licht auf Algen einwirkt, treten an ihnen mancherlei Veränderungen auf, welche häufig mit einer Schädigung der Pflanzen endigen. Übermäßig helle Belichtung ruft an fädigen Algen, z. B. an Ectocarpeen, Überverlängerung der Zellen, besonders an den Astspitzen hervor; damit verbunden ist ein Ausbleichen der Farbe, die Chromatophoren sind oft kaum noch sichtbar und nehmen nicht in demselben Maße an Größe zu wie die Zellen, welche sie beherbergen. In ähnlicher Weise verblassen Florideen in der Kultur, wie wir schon oben berichtet haben.

In allen diesen Fällen handelt es sich natürlich nicht um pathogene Erscheinungen. Solche liegen vor in Versuchen von Borscow, Famintzin, Pringsheim u. a., in welchen durch übermäßig intensive Belichtung die Farbe völlig verblaßte oder gar die Chromatophoren zerstört wurden.

### e) Anpassungen.

Sachs wies darauf hin, daß die Form der höheren Pflanzen, vom Licht induziert, in seinem Sinne eine Photomorphose sei. Die Strauch- und Baumform ist eine solche, ebenso wie die Gestalt der Blätter, und diese Bildungen sind keineswegs immer homolog, die Blätter der Moose, Farne und Sargassen haben phylogenetisch nichts miteinander zu tun.

Auch bei den Algen tritt die Busch- und Baumform eminent häufig auf und gestattet dem Licht den Zutritt zu allen assimilierenden Teilen. Freilich gleichen nur wenige Algen belaubten Sträuchern, die meisten müssen mit blattlosen Bäumchen verglichen werden, mit Formen wie Asparagus, Ruscus usw., bei welchen das Licht überall ungehindert auch an die Basis der Stämme und Äste zu gelangen vermag.

Daß dem so sei, wird z. B. klar, wenn man Charen oder Nitellen auf dem Boden ganz ruhiger Gewässer betrachtet; das Licht hat überall Zutritt, und demgemäß sind die Sprosse verschiedenster Ordnung sämtlich gefärbt. Hierher gehören auch die in Fig. 732 abgebildeten Gallertsträuchlein. Es tragen farblose Stiele die farbigen Zellen.

Diesem Muster folgen nun zahllose andere Algensträucher; ich nenne zunächst die monosiphon verzweigten Cladophoren, Ectocarpeen und Callithamnien, die sich so eminent ähnlich sehen (S. 308).

Soll bei den eben besprochenen Algenformen eine Belichtung aller Teile im Wasser ermöglicht werden, so muß, wie wir das schon bezüglich der Charen und Nitellen andeuteten, eine möglichst weitgehende Ausbreitung




Fig. 732 n. DAVIS, BORZÌ, SMITH. *1 Chlorodendron subsalsum. 2 Mischococcus confervicola. 3 Licmophora flabellata.*

der Zweige im Wasser Platz greifen. Relativ starre Algensträucher erreichen das durch eigene Biegungsfestigkeit; für die weichen, schlaffen Formen aber, wie Cladophora, Batrachospermum u. a. muß das Wasser diese Funktion übernehmen. Tatsächlich kann man bei ruhigem oder mäßig bewegtem Wasser leicht sehen, daß die Pflänzchen an ihrem natürlichen Standort keineswegs so kollabiert erscheinen, wie sie der Sammler meistens zu Gesicht bekommt, vielmehr kann das Licht zu allen peripheren Teilen unbedingt gelangen, und dort, wo die Büsche nicht gar zu dicht sind, dringt es bis an die Hauptäste vor.

Fast von selbst schließen sich hier die oben (S. 309) beschriebenen Pinselalgen an. Bei ihnen sind die Büsche entweder (Chamaedoris, Aurainvillea) einem festen Stiel aufgesetzt, oder aber sie werden in größerer Zahl (Sporochnus, Nereia, Cymopolia) von einem System fester Äste getragen.

Wir schließen hier von unserer Betrachtung die farblosen Fadenbüschel aus; wenn wir aber die oft intensive Färbung jener „Pinsel" berücksichtigen, werden wir unweigerlich dazu geführt, sie den zerschlitzten Wasserblättern biologisch an die Seite zu stellen, besonders bei Desmarestia u. a., wo sie sogar periodisch auftreten.

Natürlich wird man kaum annehmen dürfen, daß die Assimilatorenpinsel allein die Ernährung besorgen; da die sie tragenden Sprosse ebenfalls farbig sind, werden auch sie das ihre zum Aufbau des Gesamtkörpers beitragen.

Alleinige Ernährer sind aber die Pinsel zweifellos bei Aurainvillea, Penicillus, Chamaedoris u. a., Gestalten, die wir auch schon auf S. 310 von anderen Gesichtspunkten aus behandelten.

Schon bei den Pinselalgen ist eine gewisse Differenzierung in die Assimilatoren und deren Träger erkennbar. Schärfer tritt eine solche bei den Sargassen hervor, deren Flachsprosse direkt Blätter vortäuschen. Auch Turbinaria mag hierher gezählt werden.

Bei der ersten haben wir die schärfste Arbeitsteilung in Assimilatoren, Sexualsprosse und Blasen. Wie letztere arbeiten, zeigten wir auf S. 310.

Besondere Assimilationsorgane sind auch vielen Caulerpen eigen, und ebenso treten an Florideen-Sträuchern blattartige Gebilde auf, ich erinnere an Amansia glomerata (**2**, 334), Pithyopsis usw.

Einer höheren Pflanze mit kurzen Achsen und wohlentwickelten Blättern gleicht Delesseria (**2**, 297), auch wohl Neurymenia, Amansia u. a., lange Haupttriebe zeigen Lessonia, Macrocystis usw., erstere hat völlige Baumform, und diese will gewiß ebenso verstanden werden wie die Bäume der Blütenpflanzen (vgl. auch S. 311).

Photomorphosen stellen natürlich auch alle die Algen dar, welche auf einfachem Stiel eine breite Fläche tragen; denn wenn Udotea und Laminaria, wenn Padina, Cutleria adspersa, Anadyomene u. a. weitgehende Anklänge in der Form aufweisen, wenn in Fucus und Haliseris Gebilde entstanden sind, die schon mancher verwechselte, der zum ersten Mal die Algen des Mittelmeers sah, so wird uns kaum etwas anderes übrigbleiben, als das Licht für den Urheber jener Gestalten zu erklären, ebenso wie wir vermuten müssen, daß derselbe Faktor sowohl die Verzweigungen der Halopteris (**2**, 96), der Rytiphloea, des Antithamnion und der Ptilota als auch diejenigen der Struvea, Thuretia (**2**, 322), Claudea, Vanvoorstia usw. in eine Ebene verlegte. Man kann das um so mehr annehmen, als Berthold in seinen Versuchen (S. 77) die Bilateralität von Antithamnion direkt in kurzer Zeit durch bestimmte Beleuchtung hervorrufen konnte.

Die feste Verkettung der durch Licht „eingeebneten" Sprößchen wird dann durch die Wasserbewegung hervorgerufen, wie S. 313 besprochen.

Ulva, Monostroma, Iridaea, Glaphyrymenia, Omphalophyllum, Punctaria, wohl auch Phyllitis stellen zusammen mit manchen anderen Tangen wiederum eine trotz mangelnder Verwandtschaft zusammengehörige Gruppe dar, deren Entstehung wir unentwegt der Belichtung zuschreiben, so lange bis wir eines Besseren belehrt werden.

Die Scheiben und Polster haben wir (S. 299) als eine Anpassung an die Wasserbewegung gekennzeichnet; ihre Eigenschaft ist ihnen aber gewiß auch durch das Licht aufgeprägt, namentlich dort, wo die Krusten an den Stämmen anderer Algen vorkommen, oder wo sie Gestein und Kiesel am Boden der Gewässer überziehen, wie das ja besonders häufig der Fall ist (vgl. S. 300), können solche ausgedehnten Flächen das Licht ungehemmt ausnutzen. Das gilt auch von den Kalkkrusten und Platten der Lithophyllen, die wohl immer im tiefen Wasser oder doch an lichtarmen Stellen gefunden werden und zudem an Orten, an welchen die Vegetation der Strauchalgen usw. spärlicher wird oder ganz schwindet.

Ich möchte alle diese Formen vergleichen mit Lebermoosen und Flechten, welche auf dem Boden des Waldes oder an den Stämmen vorkommen. Dort wo von den Sohlen solcher Krusten die Fäden in Massen senkrecht aufstreben, gleicht die Anordnung den Palisadenzellen in den Blättern, und nicht viel anders zu verstehen sind die Polster der Coleochaete pulvinata oder Chaetophora. Die strahlige Anordnung der assimilierenden Fäden ist auch eine Anpassung an das Lichtleben, und wenn dem so ist, kann man auch die Rindenschläuche von Codium Bursa, die assimilierenden Fäden aller anderen Polster und Scheiben so auffassen. Dem Licht gegenüber, das die Polster und Scheiben gleichmäßig trifft, befinden sich jene Organe in der Profilstellung, und diese dürfte nicht unzweckmäßig sein, da ja die Algen helles Licht häufig fliehen.

Die Ähnlichkeit einer Leveillea, Euzoniella oder Polyzonia mit kriechenden Lebermoosen springt jedem Laien in die Augen, und der Botaniker ist nicht im Zweifel darüber, daß in beiden Fällen analoge Faktoren bei Ausprägung der Typen gewirkt haben. Für die Ausbildung der Blätter, für die Verlegung derselben in eine Ebene muß man bei Moosen wie Algen das Licht verantwortlich machen, bei letzteren aber hat sicher, bei ersteren vielleicht in gewissen Fällen Wasserbewegung eine Rolle gespielt. Leveillea (Fig. 733), Euzoniella, Polyzonia usw. sind vermöge ihrer kriechenden Lebensweise imstande, sich anderen Algen anzuschmiegen; sie tun das auch, wie Okamuras niedliche Figur zeigt, sehr weitgehend und sind auf diesem Wege imstande, in der Brandung auszuhalten.

Das Anklammern an andere Algen spielt auch sicher bei den Herposiphonien eine Rolle, überhaupt bei vielen kleinen dorsiventralen Florideen, welche bisweilen ihre Wirte resp. Stützen wie ein Netz von Spinnweben überziehen.

Ob bei der Ausbildung dieser Formen, das Licht oder die Bewegung die entscheidende Rolle gespielt habe, läßt sich kaum übersehen.

Schon bei Turbinaria, Chrysymenia Uvaria u. a. sind die assimilierenden Organe nicht mehr flächenförmig ausgebreitet, sondern kugelig, kreiselig usw. An solche Formen möchte ich etwa unter Vermittelung von Chrys. microphysa Kuck. (2, 278) Gebilde wie Asperococcus, Soranthera, Adenocystis, sodann Enteromorpha, Phaeosaccion, Halosaccion usw. anschließen. Es handelt sich um nicht oder nur mäßig verzweigte Sprosse, welche kugelig bis keulig erscheinen. Am Oberende mit Luft oder dünnem Schleim er-

füllt und mehr oder weniger stark aufgeblasen, sind sie an ihrer Basis meist dünn und beweglich.

Die Verteilung der assimilierenden Zellen auf Zylinder, Kugeln usw. ermöglicht natürlich, ebenso wie bei flachen Formen, eine angemessene Ausnutzung der Lichtstrahlen, besonders dann, wenn jene Körper in die richtige Lage gebracht werden, und letztere scheint mir eine von der vertikalen nicht wesentlich abweichende zu sein. Tatsächlich stehen die Säcke bei ruhigem Wasser vielfach annähernd aufrecht, bei mäßiger Bewegung pendeln sie hin und her wie ein Fesselballon, erst bei starker Brandung und Strömung kommen sie in andere Lagen. Letzteres ist z. B. bei gewissen Enteromorphen nicht selten, aber dann erscheinen die Schläuche derselben auch häufig abgeflacht und funktionieren wie Blattalgen.

Losgerissen kommen Vertreter unserer Gruppe, speziell Enteromorpha intestinalis, häufig an die Oberfläche ruhiger Wässer und werden hier durch die in den Schläuchen enthaltenen Gasblasen festgehalten. Ob das unter allen Umständen für sie nützlich ist, glaube ich kaum, jedenfalls erscheinen unter solchen Umständen die verschiedenen Seiten des Sackes eminent verchieden gefärbt, und die stark belichteten werden grüngelb. Sonach wird man aus diesem Befunde kein Argument gegen unsere obige Auffassung herleiten können, eher scheint sie mir durch denselben eine Bekräftigung zu erfahren.

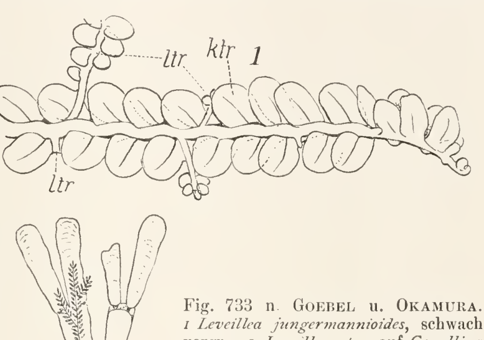



Fig. 733 n. GOEBEL u. OKAMURA. *1 Leveillea jungermannioides*, schwach vergr. *2 Leveillea spez.* auf *Corallina* kriechend. *ltr* Langtrieb. *ktr* Kurztrieb.

## 6. Algen außerhalb des Wassers.

Wie Meerestange aus der See in das Süßwasser übergingen, so sind auch manche Algen aus ihrem eigentlichen Element ausgewandert und auf das Land emporgestiegen.

Den Übergang zu typischen Landbewohnern bilden hier wie überall amphibische Formen, und zu solchen kann man wohl die vielen Protococcaceen, eventuell auch Fadenalgen und Diatomeen zählen, welche durch das Austrocknen von Seen, Tümpeln, Gräben und anderen Gewässern auf sandigen oder schlammigen Boden geraten und auf diesem durchaus normal weiterleben. Sie sind es dann auch, welche auf Wald-, Acker- und Gartenboden gelangen und von diesen aus feuchte Mauern und Felsen, Blumentöpfe und vieles andere besiedeln. Daß sie dabei ferner auf modernde Blätter, faulende Baumstämme übergehen, ist ebensowenig verwunderlich wie ihr Erscheinen auf zahlreichen Gewächshauspflanzen, auf welche sie teils vom Boden aus, teils durch das zum Besprengen verwandte Wasser übertragen werden.

Im letzten Fall können sie einen gewissen Schaden stiften; MAURIZIO, der unter Berücksichtigung älterer Literatur diese Dinge studierte, weist aber mit Recht darauf hin, daß es sich hier nicht um spezifische Epiphyten handelt; wenn auch einmal ein Eindringen in Spaltöffnungen usw. vollzogen wird, so erscheint das meistens als etwas Zufälliges.

Von den erwähnten Substraten, die einen relativ hohen und konstanten Feuchtigkeitsgehalt besitzen, sind nun manche ein- und wenigzellige Algen an Standorte gelangt, deren Feuchtigkeit geringer und vor allem starkem Wechsel unterworfen ist. Sie haben sich auf Baumrinden, Felsen, Gemäuer usw. begeben, welche sie, wie jedermann weiß, oft mit einem dichten grünen Mantel einhüllen.

Die Luftalgen gehen keineswegs wahllos auf jede Unterlage, wie PETERSEN namentlich für die dänischen Vorkommnisse gezeigt hat. Auf Erdboden gedeihen Botrydium, Gloeosiphonia (WETTSTEIN), Protosiphon, Oedocladium, dann Vaucheria, Zygogonium, eine Anzahl von Desmidiaceen und Diatomeen, ja, nicht selten kann man (**1**, 202) niedere Volvocineen aus Acker- oder Gartenboden herauskultivieren. Dazu kommen zahlreiche Protococcoideen und eine Unmenge von Cyanophyceen. FRANCÉ berichtet u. a. davon [MOORE und KARRER], und vor allem hat BRISTOL eine größere Zahl von Algen aus englischen Böden herauskultiviert. Er nennt 24 Blaugrüne, 20 Diatomeen und 20 Grünalgen. Die Hauptrolle spielen Hantschia amphioxys Grun., Trochiscia aspera Hansg., Chlorococcum humicola Rabenh., Bumilleria exilis Klebs und bis zum gewissen Grade auch Ulothrix subtilis Kütz.

Saure Böden bevorzugt (PETERSEN) Zygogonium ericetorum, Mesotaenium violascens, Coccomyxa; auf neutraler oder alkalischer Grundlage wachsen gern: Mesotaenium macrococcum, Hormidium und Vaucheria.

Stickstoffreiche Plätze in der Nähe von Wohnungen sucht Prasiola.

Es ist klar, daß alle diese Arten bei Trockenheit zurücktreten, nach Regenfällen aber üppig gedeihen. Ich erinnere nur an den vielbesprochenen Nostoc und an die Tatsache, daß in den Regenpfützen, in Wagengeleisen usw. plötzlich Algenmassen auftreten, von denen vorher kaum etwas zu sehen war. So können Mesotaenien, Cylindrocystis u. a. in großen Flocken wahrgenommen werden; Diatomeen können die Wasserlöcher braun färben usw.

Auf Felsen und Mauern, auf Dächern, auf Baumstümpfen und lebenden Bäumen nennt PETERSEN u. a. die folgenden Arten: Chlorella ellipsoidea, Coccomyxa dispar, Coccomyxa Naegeliana, Cystococcus humicola, Dactylococcus bicaudatus, Pleurococcus lobatus, Pleurococcus vulgaris, Stichococcus bacillaris, Stichococcus mirabilis, Trochiscia hirta, Trochiscia granulata, Hormidium crenulatum, Hormidium flaccidum, Prasiola crispa, Pr. furfuracea, Pr. muralis, Mesotaenium chlamydosporum, M. macrococcum var. micrococcum, Cylindrocystis Brebissonii, Trentepohlia aurea, Tr. Jolithus, Tr. odorata, Tr. odorata var. umbrina, Tr. lagenifera.

Ferner Diatomeae und Cyanophyceae.

Die einzelnen Fundorte hier zu zergliedern würde zu weit führen.

Die B ä u m e beherbergen am Grunde etwas andere Algen als weiter oben. Das richtet sich (PETERSEN) nach der Fähigkeit, das Wasser zeitweilig zu entbehren. Die jüngsten Zweige pflegen frei zu sein. Doch kommen gelegentlich auch dichte Überzüge auf Blättern vor (LECHMERE). In großen Städten werden die Baumalgen durch Rauch geschädigt, in kleineren und in Dörfern wachsen sie üppig, ebenso an Wald- und Straßenbäumen

An ü b e r r i e s e l t e n F e l s e n d e s B e r g l a n d e s (SCHORLER) erscheinen zunächst Bachalgen, z. B. Cladophora, Ulothrix, Chantransia usw.

Wo die Wasserschicht dünner wird, treten in großen Mengen Diatomeen auf, an anderen Stellen werden — im Elbsandsteingebirge — Chromulinen sichtbar. Diese Formationen brauchen alle eine rauhe Gesteinsoberfläche; an glatten Felswänden heften sich bald Gloeocapsen, bald Gloeocystis-Kolonien fest; der ihnen eigene Schleim mag das erleichtern.

Steht kein Rieselwasser mehr zur Verfügung, so werden die Felsen vielfach durch herabrinnendes Regenwasser genetzt und in feuchten Schluchten wirkt dieses wohl noch lange nach, auch wenn der Regen längst aufgehört hat.

Dort erscheinen dann die Gallertschleime der Mesotaenien neben Gloeocystis, blaugrünen Algen usw. Wo endlich die Feuchtigkeit noch geringer ist, kommen Pleurococcus vulgaris, Stichococcus bacillaris und Trentepohlia aurea zur Entwicklung. Was wir eben auf Grund SCHORLERscher Angaben für die sächsische Schweiz schilderten, kommt in jedem Gebirge zur Beobachtung (OETLI, SCHADE). Im Schwarzwald wie an den Lößhängen des Kaiserstuhles z. B. kann man Ähnliches sehen. An beiden Orten treten wohl die Trentepohlien mehr in den Vordergrund; Tr. aurea im Lößgebiet und im Schwarzwald, Tr. Jolithus in diesem allein.

DIELS hat uns mit einer eigenartigen Lithophyten-Formation in den Dolomiten bekannt gemacht, die gewiß weiter verbreitet ist. An den Felswänden vereinigen sich Gloeocapsa und Verwandte zu einem dichten „Cyanocapsetum“ dort, wo zeitweilig eine Berieselung Platz greift, dunkle Massen — Tintenstriche — bildend. Außerdem finden sich in Felsritzen wiederum blaugrüne Algen (Gloeocapsen), eine Protococcoidee und Trentepohlia aurea. Diese Genossenschaft vermag die ursprünglich engen Risse, die sie besiedelt, zu erweitern und zu vertiefen.

Die gemäßigten Zonen zeigen einen größeren Arten-Reichtum an Luftalgen als die Tropengebiete. Über diese haben FRITSCH, MC. CAUGHEY, BOHLIN und PRINTZ berichtet. In letzteren sind von Grünalgen nur die Trentepohlien in größerem Umfange vertreten, sie glänzen sogar durch die Anpassung an die epiphytische bzw. epiphylle Lebensweise. Im übrigen treten die Cyanophyceen offenbar in Anpassung an das feuchtwarme Klima ganz außerordentlich in den Vordergrund. Sie können fast alles überwuchern. Eben wegen ihrer Abstimmung auf hohe Temperaturen erscheinen sie in unseren Warmhäusern massenhaft und werden geradezu lästig.

Cyanophyceen sind es auch, welche Neuland besiedeln. Nach dem Ausbruch des Krakatau erschienen sie zuerst auf dem vegetationslosen Boden, im Dünensande bereiten sie anderen Organismen den Boden usw. FRITSCH hat darüber z. T. auf Grund eigener Beobachtungen berichtet.

Verdickungen der Membran sind häufig die Vorbereitung für das Eintrocknen.

Die Gallerthüllen der Gloeocystis, der Gloeocapsen, der verschiedenen Desmidiaceen usw. schützen offensichtlich die Zellen, welche sie einschließen vor allzu großem Wasserverlust, indem sie selber schrumpfen. Auch sonst erfahren die Häute natürlich Veränderungen, z. B. treten nach FRITSCH beim Hormidium-Stadium von Prasiola schwach schraubig gewundene Längsstreifen in der Membran auf. Diese gehen zurück auf Streifen verschiedener Dichtigkeit, welche schon in der turgeszenten Zelle vorhanden sein müssen.

Leichte Deformationen der eintrocknenden Zellen, Verbiegung der Querwände usw. begleiten den Eintrocknungsprozeß naturgemäß. Aber man wird kaum sagen können, daß in den Zellen fundamentale Umwälzungen Platz greifen. Pleurococcen u. a. werden auch äußerlich wenig verändert (FRITSCH).

Der Gehalt an Öl und Reservestoffen charakterisiert häufig die Luftalgen. Wieweit darin ein Schutz gegen den Wasserverlust gegeben sei, ist nicht ganz klar. FRITSCH aber findet in den Luftalgen einen hoch konzentrierten Zellsaft, und dieser ist natürlich imstande, dem Wasserverlust entgegenzuarbeiten. So ist es auch verständlich, daß die fraglichen Zellen ihre grüne Farbe beibehalten.

Die terrestrischen Algen sind nach FRITSCH imstande, erhebliche Mengen von Wasserdampf aus der Atmosphäre aufzunehmen, falls diese daran einen genügenden Vorrat hat. So können sie schon unter diesen Umständen weiterwachsen. Nach vollständiger Benetzung freilich, die leicht erfolgt, setzt wohl erst eine ausgiebige Vermehrung ein.

Wie lange im schlimmsten Falle größere Wasserquanta entbehrt werden können, läßt sich nicht genau angeben. SCHRÖDER fand, daß Pleurococcus im lufttrockenen Zustande 20 Wochen, Hormidium parietinum und Cystococcus humicola 16 Wochen am Leben blieben. Vielleicht ertragen andere Arten noch etwas mehr. Für normale Verhältnisse genügt jedenfalls die angegebene Zeit, da wohl selten der Regen an den in Frage kommenden Standorten so lange ausbleibt. Fällt dieser, so kann man Baumrinden, Dächer und Mauern ganz rapide frisch ergrünen sehen.

Solange die Algen des Erdbodens und der Baumstämme sich auf mäßig feuchtem Substrat befinden, pflegen sie sich alle nur durch unbewegliche Zellen zu vermehren (Teilung, Aplanosporen), erst wenn sie mit reichlichem Wasser benetzt werden, sind einige von ihnen, z. B. Cystococous, Trentepohlia imstande, Zoosporen zu bilden; anderen ist aber diese Fähigkeit völlig abhanden gekommen, sie bilden nur Fortpflanzungszellen, welche passiv beweglich sind, und eine solche Vermehrung entspricht ja auch dem Leben auf dem Lande, der Verbreitung durch die Luft mit Hilfe des Windes usw. weitaus mehr als die Schwärmerbildung, denn automobile Zellen setzen stets reichlichen Wasservorrat voraus, und dieser ist es ja gerade, der häufig fehlt.

Hormidium flaccidum z. B. bildet auf feuchtem Boden nach PIERRE bis zu einem Millimeter dicke Krusten, es vermehrt sich durch Aplanosporen und durch Fadenzerfall; dabei werden die Wände verdickt usf. Über Zygnema ericetorum und dessen Lebensweise wurde schon in **1**, 95 berichtet; sie kann austrocknen und befindet sich fast immer im Akineten-Stadium (FRITSCH), dabei führt sie meist einen blauroten Farbstoff in den intensiver belichteten Zellen. Diese Eigenart teilt sie nach BORESCH mit Palmellococcus miniatus var. porphyrea, die ebenfalls auf sonnigem Boden gedeiht. Auch Mesotaenien zeigen diese Erscheinung. Ist das Zufall?

Biologisch schließen sich hier die landbewohnenden Schizogonien und Prasiolen aufs engste an, auch sie bilden ja keine beweglichen Fortpflanzungszellen, und außerdem sind sie ebenfalls gegen Austrocknung ziemlich unempfindlich.

Etwas weniger resistent in ihren vegetativen Zellen dürften andere Auswanderer aus dem Wasser, z. B. die Desmidiaceen sein, welche an feuchten Felsen, auf Torf- und Sumpfboden Gallertpölsterchen bilden. Allein sie wagen sich auch niemals so weit auf wirklich trockene Standorte vor, dazu haben sie in den Gallerthüllen ein Mittel, um Wasser zu speichern und die Verdunstung herabzusetzen. Trockenperioden endlich überstehen sie mit Hilfe von Dauerzygoten, die sehr widerstandsfähig sind.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier im Anschluß an die erwähnten Desmidiaceen auch auf solche Algen hinzuweisen, welche zwar im Wasser

vegetieren, aber in Luft eine Ruheperiode durchmachen. Das sind in erster Linie die Bewohner von Regenpfützen und ähnlichen Wasserbehältern, die sich rasch mit Wasser füllen, solches aber meistens langsam (durch Verdunstung) verlieren. Hierher gehören besonders die Haematococcen, ferner Stephanosphaera, Euglena, eventuell auch Volvox. Sodann dürfte auch Sphaeroplea rasch austrocknende Tümpel nicht verabscheuen, desgleichen manche Desmidiaceen, Diatomeen und andere. Mit Ausnahme der letzten Gruppe bilden die genannten Formen alle Dauerzygoten oder andere Dauerformen, wenn das umgebende Wasser sich stark vermindert. Letztere beherbergen fast sämtlich Hämatochrom, jenen Körper, der nach allem, was wir heute wissen, in stark belichteten Zellen eine Rolle spielt und mutmaßlich einen Schutz gegen intensive Besonnung darstellt. Dieser aber dürfte nützlich sein, wenn auch in manchen Fällen die fraglichen Dauerzellen von den mit ihnen eintrocknenden Unsauberkeiten, Bodenbestandteilen usw. verdeckt werden (s. a. Fritsch).

Nach völliger Austrocknung werden solche Zygoten mit Staub durch den Wind verbreitet. Sie sind sehr widerstandsfähig und können mehrere Jahre trocken liegen; daher sind auch ältere und neuere Angaben, wonach „Herbarmaterial" durch Übergießen mit Wasser „wiederbelebt" wurde, nicht wunderbar. Schroeder hat einiges darüber zusammengestellt und auch die Frage erörtert, ob für diese Algen die Austrocknung notwendig sei. Er bejaht dieselbe auf Grund der Literaturberichte und eigener Versuche. Tatsächlich scheint es, daß während der Trockenperiode eine Ausreifung der Dauerzellen stattfindet, und daß die Keimung um so leichter vor sich geht, je gründlicher die erstere erfolgt war. Chlorogonium euchlorum z. B. keimt nach einjähriger Trockenheit viel besser als nach dreiwöchentlicher. Gerade bei alten Zygoten erfolgt die Keimung nach der Benetzung ungemein rasch, oft fast explosionsartig, und so kann es nicht wundernehmen, daß die „goldenen Schüsselsteine", wie der Riesengebirgler die Felslöcher nennt, welche Millionen von gelben Zygoten der Volvocinen beherbergen, nach einem Regen plötzlich ergrünen.

Die erwähnten Diatomeen haben wohl zum großen Teil keine besonderen Dauerzustände, doch dürften sie direkt austrocknungsfähig sein und so einen Transport mit Staub ertragen.

Wir greifen noch einmal auf amphibische Algen zurück und erwähnen fädige Formen, speziell Vaucherien. Besonders von Vauch. terrestris ist seit langem bekannt, daß sie auf feuchten Äckern, mäßig beschatteten Wegen, in Gewächshäusern, auf Blumentöpfen, Koksstücken usw. vorkommt. Sie überzieht diese in Form spinngewebeartiger Netze, aber sie gedeiht auch völlig untergetaucht in Wasser und bildet dann lockere Rasen oder „Watten". Andere Vaucheria-Arten (sessilis usw.) können sich ähnlich verhalten, und es ist keine seltene Erscheinung, daß Wasser-Vaucherien durch Austrocknen von Gräben, Tümpeln usw. aufs Trockene gesetzt werden, um hier leicht weiterzuwachsen.

Solche Vaucherien entsenden auch gelegentlich Rhizoiden in den Erdboden, und insofern bilden sie einen Übergang zu Botrydium und Protosiphon, die, völlig zu Landalgen geworden, sich mit Hilfe farbloser Wurzeln im Substrat festheften.

Analog zahlreichen höheren Landpflanzen sind sie imstande, zeitweilig alle oberirdischen Teile verschwinden zu lassen. Wir schilderten in **1**, 33, wie sie bei ungünstiger Witterung alles Protoplasma in die unteren wurzelähnlichen Teile überführen und hier zahlreiche Portionen desselben mit derber Membran umgeben, um so bessere Zeiten abzuwarten. Tropfbar

flüssiges Wasser scheint für unsere beiden Algen nur unerläßlich zu sein, wenn es sich um die Schwärmerbildung handelt, und das ist ja auch ohne weiteres begreiflich.

Noch weniger auf Umspülung durch Wasser angewiesen ist Oedoladium protonema, unweigerlich die höchst entwickelte unter den bekannten Erdalgen. Wir haben in 1, 335 die aufrechten assimilierenden Sprosse geschildert, dazu die wurzelartigen Gebilde, welche den Boden durchziehen, und endlich die Knollen, dazu bestimmt, Reservestoffe zu speichern und zu überwintern.

Schon vor Stahl hatte Iwanoff ein Stigeoclonium terrestre beschrieben, das bei Keimung der Zoosporen einen kriechenden, einen aufrechten und einen „Erdsproß" liefert.

Solche Einrichtungen kann aber nur das Leben in einem Substrat zeitigen, das nicht bloß leicht durchwachsen wird, sondern auch Nährmaterial liefert. Wo größere Algen unter Übergang von Wasser in Luft auf Gestein, Rinde usw. geraten, müssen natürlich die Anpassungen etwas andere werden. Zunächst kann wieder auf einen gelegentlichen Übergang derart hingewiesen werden.

Manche Meeresalgen gedeihen bekanntlich an Gestein usw. über dem Niveau des Wassers, sie leben von dem, was bei Wellenbewegung und Brandung zu ihnen emporspritzt. Unterbleiben bei flauem Wind die „Spritzer", so sterben jene Tange nicht gleich ab, vielmehr halten sie sich einige Zeit frisch mit Hilfe von Wasser, das zwischen schwammig verflochtene Fäden oder in Gallerte aufgesogen wurde. Viele von ihnen aber können sogar für einige Zeit in den lufttrockenen Zustand übergehen, ohne daß sie absterben. Ich konnte das u. a. an Pelvetia canaliculata in Norwegen beobachten. Die Sprosse dieses Tanges werden trocken, brüchig wie Flechten, wachsen aber bei Benetzung mit Seewasser weiter. — Berthold gab schon vorher an, daß Bangia und Porphyra die Austrocknung für 8 bis 14 Tage ertragen. Sie vergilben dabei, werden aber bei Benetzung in wenigen Tagen wieder normal.

Müenscher prüfte eine größere Anzahl Algen an den amerikanischen Küsten auf ihre Fähigkeit, auszutrocknen. Am widerstandsfähigsten sind naturgemäß die Arten, welche täglich durch die Ebbe entblößt werden, während die selten oder niemals auftauchenden Formen recht empfindlich sind. Z. B. ertrug Fucus evanescens das Austrocknen über 2 Tage, Nereocystis ging auf diesem Wege nach 1—2 Stunden zugrunde.

Ein paar Meeresalgen, die erst in neuerer Zeit beschrieben wurden, haben sich nun vollends vom Seewasser entfernt, sie haben sich an Plätze zurückgezogen, an welchen auch von einer Besprengung durch die brandende See nicht mehr die Rede sein kann. Dieses sind Bostrychia vaga nach Falkenberg, Rhodochorton islandicum nach Rosenvinge und Leptonema lucifugum nebst Ectocarpus lucifugus nach Kuckuck.

Über den Fundort der Bostrychia wird nichts angegeben, das Rhodochorton, das übrigens schon von Lightfoot als Byssus purpurea erwähnt wird (de Toni), findet sich u. a. auf Island an einer Stelle in Felsgrotten, 150 m über dem Meere, an einer anderen auf altem Bauwerk; die fraglichen Ectocarpeen besiedeln Felshöhlen auf Helgoland. Allen Fundorten gemeinsam ist der tiefe Schatten, der an ihnen herrscht, dazu kommt eine ziemlich große Feuchtigkeit, aber in keinem Fall werden die Algen vom Seewasser benetzt.

Die Ectocarpeen und Rhodochorton bilden wollige Rasen von einigen Millimetern Höhe und oft erheblicher Ausdehnung. Man erkennt in diesen

leicht auf dem Substrat kriechende Fäden, von welchen sich andere verzweigte vertikal erheben. An Rhodochorton wurden normale Tetrasporen, an den Ectocarpeen ebensolche Sporangien gefunden, doch waren sie an Leptonema recht spärlich.

Bei Rhodochorton können sich einzelne Sprosse loslösen und zu neuen Pflänzchen heranwachsen.

Rosenvinge betont, daß jene Höhlenalgen keine primitiven Bildungen seien, und darin hat er sicher recht; es handelt sich offenbar um vereinzelte Formen, welche sich ziemlich spät an eine Lebensweise gewöhnt haben, welche von derjenigen ihrer äußerst zahlreichen Verwandten nennenswert abweicht.

Das geht auch aus Börgesens Befunden hervor, der sowohl Ectocarpus lucifugus als auch Rhodochorton islandicum auf den Faeröern wiederfand. Schon diese beiden Algen wachsen gelegentlich nahe der Flutmarke, und Rhodochorton Rothii, meist vom Wasser bedeckt, steigt recht weit an Felsen empor oder dringt tief in Höhlen ein. Jónsson glaubt, es handle sich bei Rhodochorton islandicum um ein Relikt aus einer Zeit, in welcher die Felsen noch direkt vom Meer bespült waren; also aus einer Periode vor der Hebung der Küsten.

Außerdem hat schon Lorenz berichtet, daß Catenella Opuntia am Quarnero in „Schloten" und Höhlen mit Hildebrandtia u. a. zusammen bis zu 5 Fuß über der Flutmarke zu finden ist.

Schröder fand Melosira Roeseana in feuchten Höhlungen des Gesteins, wo sie in ähnlicher Weise leuchtet wie Schistostega osmundacea. Auch sie ist doch wohl aus dem Wasser in den tiefen Schatten gewandert. Cyanophyceen fand Lämmermeyer in ähnlicher Weise und bestimmte deren Lichtgenuß auf $^1/_{1800}$.

Ob eine Anpassung an das „Landleben" auch bei den Chroolepideen erst in den jüngsten Perioden erfolgt ist, bezweifle ich. Mir scheint, bei ihnen handle es sich um relativ alte Typen; denn die ganze Familie ist in bezug auf die Fortpflanzung einheitlich, und deshalb kann man wohl annehmen, daß sie auf eine Urform zurückgeht, welche sich zeitig von den Chaetophoreen oder von ähnlichen Gruppen abzweigte.

Da die Familie bereits in **1**, 323 eingehend besprochen ist, sei auf das dort Gesagte verwiesen. Ich erinnere nur daran, daß Trentepohlia aurea und ihre Verwandten in der Wachstumsweise fast genau mit Rhodochorton islandicum und den erwähnten Ectocarpeen übereinstimmen. Alle diese Sammt- oder Wollpolster sind offenbar dazu bestimmt, Wasser, welches in Form von Regen, Tau usw. auf sie fällt, zu absorbieren und, wie das auch Moospolster tun, eine Zeitlang festzuhalten.

Formen wie Trentepohlia Jolithus, Tr. umbrina u. a. leben dann unverkennbar ähnlich wie die rindenbewohnenden Hormidien, Pleurococcen usw., und Chaetopeltis, Cephaleuros usw. sind Epiphyten oder Parasiten, wie wir aus einem früheren Abschnitt gesehen haben. Allen gemeinsam aber sind die eigenartigen Zoosporangien (Hakensporangien), die einheitlich abfallen und erst später bei Benetzung entleert werden. In dieser mit den Peronosporeen korrespondierenden Einrichtung liegt das Spezifische der Chroolepideen, die unter den Baum- und Blattbewohnern ebenso die höchste Stufe darstellen, wie Oedocladium unter den Erdalgen.

**Literatur.**

Die Titel der zu Abschnitt V gehörigen Arbeiten sind, um Wiederholungen zu vermeiden, hinter Abschnitt VI angegeben.

# VI. Vegetations-Perioden.

## 1. Die Entwicklungszeiten.

### a) Die Reihenfolge.

#### α) Benthos.

##### + In der See.

In den Tropengebieten, in welchen durch das ganze Jahr annähernd gleichmäßiges Wetter herrscht, in denen auch die Wassertemperatur wenig schwankt, ist von einer Periodizität der Algen bislang — wenigstens soweit mir bekannt — nicht berichtet worden, und das ist verständlich. Aber schon in den Monsungebieten tritt eine solche bei zahlreichen freilich keineswegs bei allen Arten hervor. SVEDELIUS fand auf den Korallenriffen Ceylons während des N-O-Monsuns (Oktober—Februar) z. B. Laurencia ceylanica und Rhodomela crassicaulis in schöner Entwicklung; während des S-W-Monsuns (August) aber waren von ihnen nur ruppige Stummel übriggeblieben, die dann bei N-O-Monsun wieder austreiben. Im S-W-Monsun erscheinen Porphyra suborbiculata und Dermonema in großen Mengen. Auch in Japan stehen nach KJELLMAN die Porphyren zu bestimmten Winden in enger Beziehung.

Champia ceylanica, Mertensia, Claudea, Vanvoorstia fruchten im August, während sie vom November—März nur steril gefunden wurden. Weitere Untersuchungen an anderen Orten werden das Bild wohl noch ergänzen.

Für die Meere der gemäßigten Zonen und des hohen Nordens lassen sich die Zeiten des Wachstums, der Fortpflanzung und der Ruhe am leichtesten an einem Beispiel klarlegen. Der Golf von Neapel beherbergt die üppigste Vegetation vom Februar bis Mai, und wer im März-April einmal an der zoologischen Station arbeitete, hatte hinreichende Gelegenheit, die Fülle des Materials zu bewundern. Vom Mai—Juni an beginnen die Algen nach der Bildung von Fortpflanzungsorganen mehr oder weniger zu verschwinden. Wer im September etwa wiederkehrt, ist überrascht durch die relative Kahlheit der einstmals üppig bewachsenen Klippen. Erst im Winter beginnen sich zahlreiche Formen wieder zu regen und damit die Flora des ersten Frühlings vorzubereiten [DE TONI].

Das ist der allgemeine Eindruck und die allgemeine Regel. Im einzelnen wird letztere natürlich mannigfach durchbrochen. Während im Frühjahr braune Algen an hellen, rote Algen an schattigen Standorten dominieren, und die grünen (etwa mit Ausnahme von Cladophora, Bryopsis u. a.) zurücktreten, kommen Codien, Halimeden, Dasycladus usw. besonders im Herbst zur Beobachtung. Zwar sind auch sie großenteils im Frühjahr resp. das ganze Jahr vorhanden, allein sie fallen zwischen den anderen nicht so auf, und während jene im Hochsommer schwinden, bleiben sie erhalten und fruchten erst im Herbst. Einen Übergang zu solchen Formen mag Acetabularia bilden, die nach BERTHOLD aus ihren Basalblasen im Januar aus-

treibt, um im Juli—August zu fruchten. Caulerpa reiht sich insofern an, als sie ihre Flachsprosse bis weit in den Hochsommer hinein behält. Die Adria beschreibt TECHET in ähnlicher Weise (s. a. SCHILLER).

Doch das alles gilt nur für Algen, welche von der Oberfläche etwa 10—20 m hinabsteigen; in größeren Tiefen fällt die Ruhezeit in den Frühling. Die Hauptentwicklung der Algen vollzieht sich z. B. auf den Secchen und in noch größerer Tiefe im Sommer und Herbst, und zwar werden, wie schon S. 383 betont, in der Tiefe vielfach dieselben Formen wiedergefunden, die am Niveau im Frühling gedeihen.

Die Neapler Frühlingsflora steht nicht allein da, eine solche wiederholt sich vielmehr in fast allen Meeren der gemäßigten Zonen. Aus eigner Anschauung kann ich berichten, daß in der Ostsee vom Februar oder März an sich zahlreiche Ectocarpeen, Scytosiphon und andere Braunalgen entwickeln, daneben Monostroma, Ulothrix, Cladophora und endlich Florideen wie Ceramium, Polysiphonia u. a. Die erstgenannten Formen erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung etwa im Mai, die letztgenannten im Juni, spätestens Anfang Juli, indem sie Fortpflanzungsorgane bilden; dann schwindet die Hauptmasse ihrer vegetativen Teile.

Ähnlich ist es in Helgoland nach KUCKUCK. Hier leiten neben Ectocarpeen, Cladophoren u. a. den Frühling ein, ihnen folgen Polysiphonia urceolata, Chorda tomentosa u. a., die aber auch im Juli verschwunden sind. Englische, französische (LEMOINE) und nordische Gewässer verhalten sich offensichtlich ähnlich. KYLIN bezeichnet für die Westküste Schwedens die Ulothrix-Urospora-Formation als Frühlingsflora, dasselbe tut HYLMÖ für den Sund und HAGEM verlegt die Vetationszeit der (nordischen) Urospora-Arten ebenfalls in den Frühling. Dazu kommt in Bohuslän und Halland die Acrosiphonia centralis-Formation mit Scytosiphon lomentarius, Chorda tomentosa, Dumontia, Monostroma usw. Die Pilayella-Formation fehlt natürlich auch nicht.

Als Frühlingspflanzen nennt JÖHNSSON für Reykjavik wiederum Monostroma, Urospora, Ectocarpus, Ceramien usw., aber er sagt auch, daß sich an anderen Stellen in Island diese und ähnliche Pflanzen schon stark in den Sommer hineinschieben, und das ist eine ganz allgemeine Erscheinung: je weiter nach Norden, um so mehr Sommer-Algen sind zu verzeichnen. Schon an den Küsten des Atlantischen Ozeans wie auch in Nord- und Ostsee macht sich eine Hochsommerflora bemerkbar, die weitaus reichlicher ist als alles das, was man in der wärmsten Zeit in südlichen Meeren wahrnimmt.

Typische Sommerformen sind in der Ostsee wie im Skagerrack die Lomentarien, Mesogloeen (KJELLMAN) und die Nemalien, zu denen sich bei Helgoland Helminthora, Helminthocladia u. a. gesellen. Sie alle erscheinen oft erst im Juli und enden im September. Ähnlich leben bei Helgoland nach KUCKUCK Antithamnion Plumula, Antithamnion cruciatum, Callithamnion corymbosum u. a., die ebenso reine Sommerpflanzen sind wie auch Chorda filum, die in Nordsee, Ostsee und an Skandinaviens Küsten etwa im Mai erscheint, um im August—September zu fruktifizieren und dann abzusterben. Ihr schließen sich nach KUCKUCK Desmarestia viridis und Sporochnus pedunculatus, Cladostephus spongiosus u. a. an. Bei Sebastopol ist Nemalion typische Sommeralge wie in den nordischen Meeren, ebenso erscheinen Padina, Chondria tenuissima, Dasya elegans im Frühling, um weit bis in den Sommer hinein zu bleiben. Das Schwarze Meer schließt sich offenbar mehr den nordischen Gewässern an (BAJENOFF).

Der Herbst (September — November) ist in den Meeren mit gemäßigtem Klima arm an kleinen kurzlebigen Arten. Doch kommen nicht selten Frühlingsformen um diese Zeit noch einmal zur Bildung von Fortpflanzungsorganen, z. B. fand ich regelmäßig bei Warnemünde Ectocarpeen mit Sporangien, Polysiphonien mit Sexualorganen während des September bis Oktober in guter Entwicklung.

Ganz ähnlich fanden JOHNSON und YORK bei Woods Hole Pilayella im Frühjahr mit Sporangien, im Herbst mit Gametangien.

Durch das reichliche Auftreten der meist kurzlebigen Sommerformen, wie das u. a. bei Helgoland bemerkbar ist, schwindet speziell dort der Eindruck hochsommerlicher Ruhe, der bei Neapel sich so energisch aufdrängt, und von einer solchen ist in der Litoralregion der polaren Meere überhaupt nicht mehr die Rede. An den grönländischen Küsten z. B. fruchten nach ROSENVINGE die meisten Algen vom Juni bis zum August, bei Novaja Semlja nach KJELLMAN von Anfang Juni bis Ende September usw.

JÖNSSON berechnet, daß an den isländischen Küsten im Sommer 64%, im Frühling 42%, im Herbst 33% der dort lebenden Algen fruktifizieren. Für Grönland und die Faeröer gelten ungefähr die gleichen Zahlen (ROSENVINGE, BÖRGESEN).

Man wird vielleicht nicht fehl gehen, wenn man einen großen Teil der nordischen Sommer-Algen den Frühlingsformen etwas wärmerer Meere an die Seite stellt. Es handelt sich offenbar um eine durch den kurzen Sommer bedingte Verschiebung; wegen des späten Verschwindens der Eismassen beginnt die Entwicklung recht spät, wird aber noch gerade vor Beginn erneuter Kälte zum Abschluß gebracht.

Wir reden hier in erster Linie von den kleineren und zarteren Algen der oberen Litoralregion. Diese schwinden, wie schon aus dem oben Gesagten ersichtlich, in den Polargebieten zum weitaus größten Teil während des Winters, aber sie gehen auch an den weiter südlich gelegenen Küsten des Atlantik, der Nord-, Ostsee usw. stark zurück. Immerhin bleiben hier einige kleine Formen übrig oder erscheinen gerade in der kalten Zeit; z. B. erwähnt KJELLMAN eine Porphyra-Art in der Spritzzone des Skagerraks, Dumontia filiformis in der Litoralregion desselben Gebietes; und KUCKUCK berichtet, daß bei Helgoland Sphacelaria radicans im Winter weite Strecken der Klippen überziehe.

Auch andere Sphacelarien, z. B. Sph. olivacea, bevorzugen offenbar den Winter (SAUVAGEAU, KUCKUCK u. a.), ebenso fruchtet noch KUCKUCKS Lithoderma bei Helgoland im Dezember, Januar und Februar usw. BAJENOFF nennt für das Schwarze Meer (Sebastopol) Porphyra leucosticta, Scytosiphon, Ulothrix implexa als Winteralgen.

Durch das massenhafte Verschwinden der Algen aus der Litoralregion während des Winters ist wiederum ein Gegensatz der nördlichen zu der südlichen Algenvegetation, z. B. der des Mittelmeeres gegeben. Ein solcher wird aber noch verstärkt durch die Tatsache, daß größere Tange, welche in toto perennieren, im Süden nur in mäßiger Zahl vertreten sind, während sie im Norden oft dominieren, speziell in der unteren litoralen und in der sublitoralen Region. Man vergleiche nur einmal die zerstreuten Sargassum- und Cystosira-Büsche des Mittelmeeres mit dem dichten Gürtel von Fucaceen oder von Laminariaceen aller Art, mit den riesigen Wiesen von Furcellaria usw., welche der gemäßigte und der kalte Norden erstehen läßt.

Alle diese Tange des Nordens sind das ganze Jahr hindurch vorhanden, und da sie äußerlich keine ganz groben Veränderungen erfahren, sieht es fast aus, als ob sie dem Wechsel der Jahreszeiten nicht so unter-

worfen seien wie die übrigen, kleinen Algen. Einige von ihnen kümmern sich auch kaum um den Wechsel der Wärme und Kälte, des Lichts usw.

Bis an die grönländischen Küsten und wohl noch weiter hinauf gibt es Tange, welche das ganze Jahr fruktifizieren; ROSENVINGE, KJELLMAN, KYLIN u. a. berichten davon. Nach einigen dieser Forscher würden Fucus vesiculosus und Fucus serratus auch in diese Gruppe zu zählen sein. Allein JÓNSSON, der die Sache für Island bearbeitete, äußert Zweifel über diese; er sagt, daß sie zwar im Frühling, Sommer und Herbst fruktifizieren, nicht aber im Winter, und auch während dieser Zeiten ist die Entleerung der Eier wohl nicht immer gleichmäßig. So konnten wir z. B. im September 1922 auf Helgoland reife Eier nur in ganz geringer Zahl erhalten. JÓNSSON nennt allerdings Hildenbrandia rosea als ständig fruchtende Form und meint Pelvetia canaliculata könne auch wohl hierzu gezählt werden, obwohl sie im Winter etwas zu versagen scheint.

Andere Fucaceen sind mit ihrer Fruktifikation enger begrenzt, z. B. entleert Fucus Areschougii nach KYLIN seine Rezeptakeln in Halland im Mai—Juni. Von Himanthalia u. a. erhielt ich an den norwegischen Küsten Anfang August und Ende September reichliche Mengen von Spermatozoiden und Eiern. Offenbar zeigen die größeren Algen der Nordmeere eine fast ausgeprägtere Anpassung an die Jahreszeiten als die kleineren. Das gilt auch für die Laminarien. Manche mögen im Herbst fruchten, die meisten aber haben die Zeit der Sporangienreife auf den Winter verlegt. So beginnt nach KUCKUCK auf Helgoland die Entwicklung der Sori Ende Oktober; die Sporangien werden bis zum April entleert. An der Westküste Schwedens verhalten sich Laminaria digitata und saccharina fast genau wie die Helgoländer Spezies; bei Laminaria Cloustoni zieht sich der Vorgang über das Frühjahr und den Sommeranfang hin. In höheren Breiten sind die Verhältnisse nicht wesentlich anders (vgl. BÖRGESEN, JÓNSSON u. a.).

Den Laminarien schließt sich Furcellaria fastigiata an, die auch nur im Winter fruchtet, ferner Desmarestia aculeata, Cladostephus spongiosus usw. Nach SÖDERSTRÖM, KUCKUCK u. a. entstehen die Assimilatoren dieser Algen im Winter oder ersten Frühling, bleiben während des Sommers, um dann zu schwinden; und nun entwickelt die Pflanze im Winter Sporangien (s. a. JÓNSSON).

Delesseria sanguinea lebt, wie wir sahen (S. 268), häufig in Gesellschaft der Furcellaria. Die kleinen Triebe mit den Sexualorganen werden im Januar—Februar entleert. SVEDELIUS fand bei Kristineberg an der schwedischen Küste am 13. Oktober 1910 reife Spermatangien; anfangs November traten Tetrasporophylle auf, in ihnen zeigten sich am 3. Jan. 1911 reife Tetrasporen. Das stimmt also an den meisten Orten in den wesentlichsten Punkten überein. Abweichungen im einzelnen sind natürlich nicht ausgeschlossen. Auch Rhodomela subfusca treibt im Winter aus, um im März—April zu fruchten (s. a. KYLIN) [LEWIS].

Die erwähnten Algen sind nun teilweise dieselben, welche KJELLMAN in der Mosselbay (Spitzbergen) während der monatelangen Polarnacht fruktifizierend fand. Delesseria sinuosa z. B. brachte in der dunklen Zeit aus ihren isolierten Blattrippen neue Sprosse und vorher wohl schon Fortpflanzungsorgane hervor, letztere wurden in großen Mengen aus den Stümpfen der Rhodomela tenuissima entwickelt, ebenso entstanden während dieser Zeit Sporangien an Laminarien (digitata u. a.), Elachistea, Chaetopteris plumosa usw.

Das alles erscheint äußerst merkwürdig, kann aber doch wohl verstanden werden, wenn man sich vergegenwärtigt, daß in der Nord- und Ostsee ebensowenig wie in den Polarmeeren die Sprosse der Furcellaria, das Laub der Laminarien oder die Assimilationsfäden der Desmarestia usw. während des Sommers untätig sein werden; sie assimilieren und liefern Reservestoffe, die z. B. bei Furcellaria in riesiger Menge ungemein leicht gefunden werden. Im Winter werden dann auf Kosten der Reservestoffe die Fortpflanzungsorgane gebildet. Dazu, sowie zum Austreiben, bedarf es des Lichtes nicht. Ist es, wie in den Meeren mittlerer Breite, vorhanden, so mag es immerhin die Entwicklung fördern, aber wir begreifen doch auch, daß selbst in diesen Regionen die Sporangien usw. häufig „gerade zur Zeit der kältesten und kürzesten Tage", die ohnehin oft genug sehr trübe sind, erscheinen. Die Vorgänge erinnern an das, was von zahlreichen Tropenpflanzen bekannt ist, welche ihre Blüten und Früchte zu einer Zeit produzieren, in der die Blätter wegen Trockenheit oder aus irgendeinem anderen Grunde abgefallen sind.

Das alles aber muß sich als eine zweckmäßige Anpassung an kurze Sommer und lange, eventuell lichtlose Winter von selbst zu erkennen geben. Die warme und vor allem die lichtvolle Zeit reicht gerade aus, um eine ausgiebige Photosynthese zu ermöglichen. Alle anderen Funktionen werden auf Zeiten verlegt, in der die Lichtarbeit herabgesetzt oder ausgeschlossen ist.

Damit ist schon gesagt, daß nur langlebige Formen für solche Dinge in Frage kommen. Tatsächlich haben wir es mit Tangen zu tun, die mindestens „biennes", meistens aber vieljährig sind. Darauf wies bereits Schimper in seiner Pflanzengeographie hin. Kurzlebige Arten vollenden noch rasch vor der ungünstigen Zeit ihren Lebenslauf und überstehen letztere in Form von Dauerzellen oder vermöge anderer später zu besprechender Einrichtungen.

Schon beim Vergleich benachbarter Meere ergibt sich, daß die Vegetationsperioden nicht genau zusammenfallen, dieselbe Art erscheint an einem Ort etwas früher, am anderen etwas später. Z. B. entwickelt Delesseria sanguinea ihren Fruchtsprosse an der Küste von Halland um einen Monat später als in Bohuslän. Ähnliche Beispiele führt Jönsson für Island an usw. Gelegentlich können sogar große Differenzen eintreten, z. B. gibt Kjellman Dumontia filiformis für Dezember und Januar im Skagerrak an. Reinke und ich dagegen sahen sie in der Ostsee im März bis Mai. Ähnliche Beispiele gibt es viele.

Außer solchen Sprüngen lassen sich mehr gesetzmäßige Unterschiede insofern wahrnehmen, als die Frühlingsflora im Süden zeitiger beginnt als im Norden, was ja ungemein verständlich ist. Bei Neapel ist eine solche schon im Februar gut entwickelt, an deutschen Küsten beginnt sie kaum vor März—April, in den Polarmeeren nicht vor Mai—Juni.

Derartige Verschiebungen in der Vegetationsperiode werden besonders dann auffallend bemerkbar, wenn es sich um die nämliche Spezies handelt. Myriotrichia repens erscheint nach Kuckuck bei Neapel schon im Februar, bei Rovigno im April—Mai, an der englischen Küste aber erst im August. Cutleria multifida (**2**, 118) ist im Mittelmeer Winterpflanze (Dezember bis April), an der englischen Küste Sommerpflanze (Juli); und umgekehrt fruchtet die zugehörige Aglaozonia bei Neapel im Spätherbst, in England im Oktober—November, außerdem im März—April; vor Helgoland im Juli bis August.

Ulothrix consociata erreicht ihren Höhepunkt bei Dröbak im Christianafjord in den ersten Frühlingsmonaten, im Drontheimfjord aber im Juli (Wille).

Porphyra, in Süd-England, Schweden und Dänemark Winter- und Frühlingspflanze, gedeiht in Norwegen an den Faeröer und an Island das ganze Jahr hindurch.

Ähnliche Beispiele werden sich mit der Zeit wohl noch mehr finden, und gerade sie dürften geeignet sein, ein Licht auf die verschiedenen Faktoren zu werfen, welche das zeitliche Auftreten der Algen regeln.

Vieles von dem, was wir erzählten, gilt für die litoralen Regionen; je tiefer wir hinabsteigen, um so weniger macht sich der Wechsel der Jahreszeiten fühlbar (s. z. B. Jönsson). Das geht eigentlich schon aus dem oben Gesagten hervor, mag aber noch einmal wiederholt werden. Und wie im Mittelmeer eine Verschiebung in die unteren Regionen zu gewissen Jahreszeiten erfolgt, so werden auch in nordischen Meeren gewisse Formen unter bestimmten Bedingungen in größere Tiefen hinabgedrückt; darüber berichten u. a. Kylin und Hylmö, vor allem aber Davis. Bei Woods Hole erscheinen im Frühjahr und Frühsommer Ulven, Enteromorphen, Cladophoren, Ectocarpen und Pilayella, Chorda tomentosa, Ceramien, Polysiphonia urceolata usw. an der Oberfläche, fast genau so wie an den europäischen Küsten, im Winter aber steigen sie in die sublitorale Region hinab und gedeihen hier offenbar sehr üppig. Die litorale Zone wird durch Eis abpoliert. Zu prüfen, wie sich diese Arten zu Licht und Temperatur verhalten, wäre reizvoll.

### ++ Im Süßwasser.

In den größeren Seen der gemäßigten Zonen besitzen die Algen in ihrem periodischen Auftreten mancherlei Ähnlichkeiten mit den litoralen Meeresalgen. In ihnen, z. B. im Bodensee, in den Seen der Schweiz, Skandinaviens usw. beginnt ebenfalls im März—April, je nach dem Schwinden des Eises eine Frühlingsflora von kleineren Algen, etwas später folgt der Charen- und Nitellen-Gürtel, den wir auf S. 381 erwähnten. Letztere gehen im Herbst zugrunde, vielfach unter Bildung der bekannten Knöllchen. Eine Herbstflora pflegt auch vorhanden zu sein, je nach den Umständen mehr oder weniger stark entfaltet. Genauere Kenntnis freilich fehlt, wenigstens mir, und so vermag ich z. B. nicht zu sagen, ob die Ulothrix, Oedogonium, Spirogyra adnata und Cladophora, welche ich im August 1920 am Bodensee in schönster Entwicklung sah, das Ende einer Sommer- oder den Beginn einer Herbstflora darstellen. Die Dinge bedürfen der Prüfung genau so wie vieles andere in dieser Richtung. In den flachen Seen von Nebraska fanden Andersen und Walker fast alles auf den Mittsommer konzentriert.

In Strömen, Flüssen und Bächen kann der Verlauf ein ähnlicher sein. Oft schon im Februar entwickeln sich in ihnen sehr augenfällig Ulothrix, Oedogonien, Hydrurus, Vaucherien, Lemanea, eventuell auch Spirogyra, etwas später folgen in mäßig strömendem Wasser Stigeoclonium, Batrachospermum u. a. Alles das geht im Sommer stark zurück oder schwindet für oberflächliche Betrachtung ganz, im Herbst aber tauchen manche der obengenannten Vertreter von neuem auf, und Klebs berichtet z. B. von Ulothrix zonata, daß sie vom Herbst bis zum Winter aushalte, d. h. bis zur Zeit der Eisbildung in den Bächen usw.

Einen genauen Einblick in die ganze Sachlage geben aber diese dem Üblichen angepaßten Angaben keineswegs, wir müssen die einzelnen Arten, bzw. Genossenschaften, ansehen. Lauterborn beobachtete Lithoderma und Hildenbrandia im Oberrhein das ganze Jahr hindurch in gleicher Menge

und Üppigkeit. Diese Algen suchen gern die tiefsten Stellen des Flußbettes auf. FRITSCH fand gewisse Cladophoren das ganze Jahr hindurch in bewegtem Wasser; ob sie stets fruchteten, sagt er nicht. Im Gegensatz zu allen bislang erwähnten Formen gedeiht Bangia atropurpurea im Rhein nach LAUTERBORN nur vom Mai bis zum Oktober, kann also unbedenklich als Sommeralge bezeichnet werden.

Als Frühjahrsform kann Lemanea gelten. Nach ATKINSON haben die Lemaneen in Nordamerika im Frühling resp Frühsommer reife Sporen, Sohle und chantransioide Fäden entstehen aus den sofort keimenden Sporen bis zum Herbst. Schon im Winter beginnt die Bildung der Borsten, die vom Januar—März Sexualorgane produzieren. Für Europa wird wohl im wesentlichen das gleiche gelten, wenigstens fand Herr MAILLEFER bei Freiburg die ganz jungen Lemaneaborsten an den Pseudochantransien zu Anfang Februar. RABANUS holte sie schon zu Anfang Januar aus den Freiburger Stadtbächen. Sie wachsen dann im ersten Frühling bis zu 20 cm Länge heran und bröckeln dann von der Spitze her in dem Maße ab, als die Carposporen reifen. Das geschieht im Mai—Juni, je nach der Höhenlage etwas verschieden. Fig. 734 gibt das für den Ravennabach an (ca. 750 m ü. M.)

Batrachospermum verhält sich nach SIRODOTS Angaben im wesentlichen ähnlich. In beiden Fällen ist nicht klar, ob die Sohlen mehrere Jahre hintereinander Langtriebe hervorbringen.

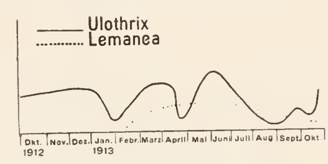


Fig. 734. Entwicklungszeiten von *Ulothrix* und *Lemanea* in der Ravennaschlucht n. RABANUS.

Für Ulothrix steht, wie schon oben angedeutet, fest, daß sie im Winter der Beobachtung entschwindet, sie ruht mutmaßlich in Gestalt von Zygoten, doch ist nicht untersucht, ob nicht auch die basalen Teile der Fäden erhalten bleiben. Diese Frage erhebt sich, weil RABANUS die Kraushaaralge infolge von Hochwasser schwinden, aber auch sehr rasch wieder auftreten sah. In warmen sonnigen Sommern pflegt Ulothrix ebenfalls unsichtbar zu werden, und dann entspricht sie ungefähr dem allgemeinen Schema. Aber es gibt doch viele Abweichungen. RABANUS fand in der Dreisam folgendes: Die Alge war von Oktober bis anfang Dezember 1912 im mäßigen Umfang zugegen, dann verschwand sie, um Anfangs Mai 1913 in riesigen Mengen zu erscheinen, aber schon Ende des Monats ging es mit ihr rapide abwärts, im Juni war nichts zu sehen, im Juli trat wieder eine starke Entwicklung ein, dann Pause im August und September, Ende dieses Monats erneute Entwicklung für kurze Zeit (Fig. 735). Ganz anders wars im Bach der Ravennaschlucht. Hier hielt sich die Alge 1912 reichlich bis in den Januar, wurde durch Hochwasser gestört, erholte sich rasch bis zum April, erlitt nochmals den gleichen Unfall, vermehrte sich wieder außerordentlich bis zum Juli, um dann im August fast ganz zu schwinden, besonders im Oktober aber wieder zuzunehmen. An Stellen, welche durch das Hochwasser nicht berührt wurden, blieb die Ulothrix unverändert; man darf also wohl annehmen, daß sie sich unter normalen Verhältnissen vom Oktober 1912 bis zum Juli 1913 annähernd in gleicher Menge erhalten hätte. Der Ravennabach ist der Hauptzufluß der Dreisam. Die große Differenz zwischen beiden — wir kennzeichnen sie durch die Kurven in Fig. 734 und 735 — ist nicht ohne Interesse; sie dürfte auf Temperaturunterschiede zurückzuführen sein. Ähnlich STOCKMAYER; er weist

darauf hin, daß im gleichen Gebiet die Flora kälterer Bäche gegen die wärmerer oft um eine bis mehrere Wochen zurückbleibt, obgleich keine Differenzen in der Zusammensetzung der Algengenossenschaften gegeben sind. Dasselbe wird auch sonst angegeben (s. LAUTERBORN).

Für Gräben, Tümpel, Hanflöcher, Altwasser usw. gilt mutatis mutandis dasselbe wie für Seen oder Flüsse und Bäche. Ja fast jedem, der einmal Algen gesammelt, haften die Mengen der Spirogyren, der sonstigen Fadenalgen, die Batrachospermen, Desmidiaceen usw. in der Erinnerung, welche die Frühlingssonne hervorlockt und oft genug an die Wasseroberfläche emporführt, und ebenso weiß man und FRITSCH bestätigt es für Kew, daß nicht ganz wenige Algen im Spätsommer und Herbst an den gleichen Orten erscheinen. Ähnlich u. a. SCHULTZ-Greifswald, KLEMM, WILZEK, KRAMER, VOSS. Danach wäre der Hochsommer auch hier arm an Algen. Ich glaube das ist richtig für die meisten nicht zu kalten Gebiete der Ebenen, aber es trifft nicht immer zu, denn STEINECKE fand im Zehlaubruch in Ostpreußen die Desmidiazeen im Juni, Juli und August am besten entwickelt. RABANUS aber will für gewisse Hanflöcher der Ebene und vor allem für Gräben und Schlenken im hohen Schwarzwald keinen nennenswerten Unterschied zwischen Sommer und Winter gelten lassen. Tatsächlich holte er (s. a. HODGETTS u. a.) unter dem Eis zahlreiche Desmidiazeen usw. hervor. STEINECKES

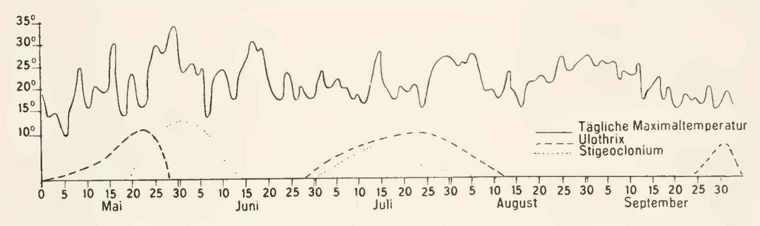



Fig. 735. Entwicklungszeiten von *Ulothrix* und *Stigeoclonium* in der Dreisam n. RABANUS.

wie RABANUS' Befunde klingen an das an, was über die Algen der nordischen Meere gesagt wurde — Verlegung der Vegetationszeit in den Sommer oder Ausdehnung derselben über das ganze Jahr. So handeln auch Draparnaldia, Tetraspora, Conferva; in der Rheinebene dominieren sie weitaus im Frühjahr, im hohen Schwarzwald sind sie das ganze Jahr hindurch zu finden.

Eine besondere Stellung nehmen die Straßengräben, Wasserlöcher usw. ein, welche im Sommer austrocknen. Sie stehen ganz in Abhängigkeit vom Regen, besonders von dem, welcher im Frühling niedergeht. COMÈRE schildert das Verhalten solcher Gewässer bei Toulouse. In ihnen herrschen, wie das auch an anderen Orten üblich, die Zygnemaceen durchaus vor, daneben zeigen sich besonders reichlich gewisse Desmidiaceen. Die Reihenfolge ist etwa folgende:

Zunächst erscheinen Erddiatomeen, in erster Linie sind es Vertreter der Naviculeen. Diese werden nicht geschädigt, wenn auch das Wasser einmal infolge von Nachtfrösten eine leichte Eisdecke bekommt. Bei 10—12° wachsen einige Ulothrix-Arten, Oedogonium, Conferven, auch Closterien usw. Bei 12—20° erlangen fädige Konjugaten in Massen das Übergewicht. Bald darauf beginnt das Austrocknen. Unmittelbar vorher waren Zygoten in großer Zahl gebildet worden.

Cladophoren und andere Strömungsalgen fehlen in solchen Gewässern, weil offenbar der Sauerstoff in für sie ungenügender Menge vorhanden ist. Das ist begreiflich.

Comère hat für alle diese Vorgänge ein Schema aufgestellt, das nicht unübersichtlich ist, aber es werden kaum alle Algen geneigt sein dem zu folgen. Deshalb ziehe ich es vor, mit Fritsch, der (wie auch Petit) mit diesen Dingen voranging einzelne Arten zu besprechen, um auf diesem Wege zu einiger Klarheit zu kommen.

Coleochaete scutata hatte im Jahre 1903 den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Mai, sie fruchtete von April—Juni, das wiederholte sich im Jahre 1904 in ähnlicher, wenn auch nicht in ganz gleicher Weise (Fig. 736).

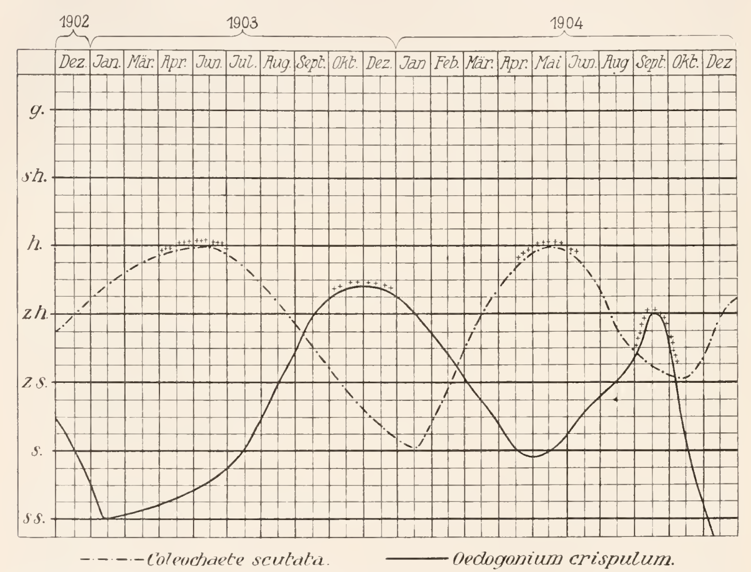



Fig. 736 n. Fritsch. Entwicklungszeiten von *Coleochaete scutata*, *Oedogonium crispulum*. *g.* gemein, *sh.* sehr häufig, *zh.* ziemlich häufig, *zs.* ziemlich selten, *ss.* sehr selten.

Hier haben wir es mit einer typischen Frühlingsalge zu tun. Coleochaete pulvinata entwickelt sich in der Rheinebene hauptsächlich im Juni, im Titisee freilich bei ca. 850 m ü. M. erst im September und Oktober. Die Frühlingspflanze wird hier zur Herbstform. Natürlich schließt die Entwicklung aller Coleochaeten mit der Bildung der Zygotenfrucht.

Eine Herbstalge ist Fritschs Oedogonium crispulum (Fig. 736), sie hatte den Höhepunkt der Entwicklung im Jahre 1903 im November, im Jahre 1904 im September (s. a. Hodgetts). Hierher möchte ich auch Hydrodictyon zählen. Wo ich sie in Nord- oder Süddeutschland im Freien sah, füllte sie ungefähr im September ganze Gräben oder ähnliche Behälter. Harper sah sie in Nord-Amerika in (wohl angeheizten) Gewächshäusern im August—Oktober in großer Menge. Freilich trat sie in geringerer Zahl

bei HARPER auch zu anderer Zeit auf, und in dem heizbaren Freiland-Bassin des botanischen Gartens zu Freiburg meldet sie sich schon im Frühsommer in großer Zahl.

Eine Mittelstellung nehmen die Spirogyren ein, die besonders von FRITSCH und seinen Freunden studiert sind; alle anderen Beobachter (TRANSEAU, COPELAND, DANFORTH u. a.) haben die Wahrnehmungen bestätigt. Die meisten Spirogyren sind Frühjahrsalgen. März—April ist ihre Hauptzeit, dann bilden sie Zygoten und verschwinden so im Mai—Juni von der Bildfläche. Die Mehrzahl jener keimt im kommenden Frühjahr, ein gewisser Prozentsatz aber treibt schon im Herbst des laufenden Jahres aus und schafft ein kleineres Herbstmaximum. Nicht alle Arten folgen diesem Beispiel (FRITSCH, RABANUS, PEVALEK, HODGETTS, COPELAND u. a.) es gibt auch Winterformen usw.; aber auch die, welche wir vorhin als den Typus der

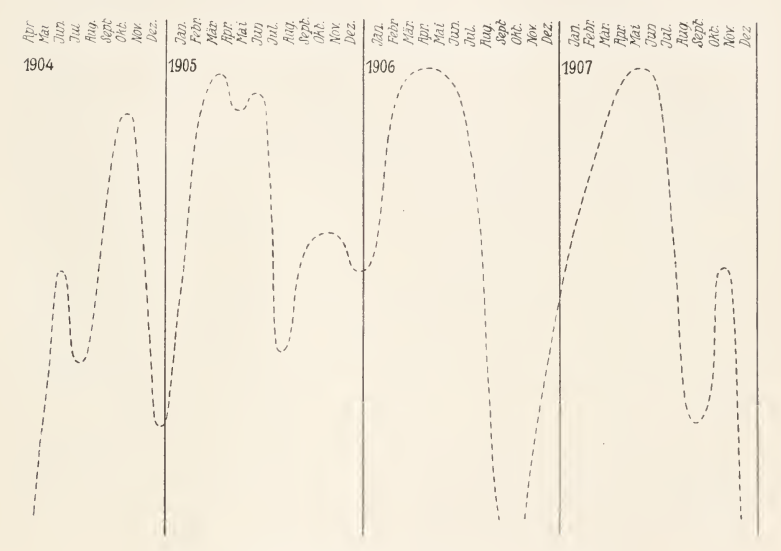



Fig. 737. Entwicklungszeiten der *Spirogyra* n. FRITSCH.

Gattung betrachteten, verhalten sich nicht immer gleich. Durch äußere Bedingungen kann es so weit kommen, daß im Frühling fast alles unterdrückt wird, dafür erscheinen die Pflänzchen dann im Herbst in um so größerer Menge. Fig. 737 zeigt die von FRITSCH nach vierjähriger Beobachtung gezeichnete Kurve. Einer weiteren Erläuterung bedarf sie nicht mehr; nur sei gesagt, daß in verschiedenen Jahren bald ein- bald zweigipfelige Kurven zum Vorschein kommen können. Das sieht man auch aus den Aufzeichnungen von HODGETT, welche die Beobachtungen von FRITSCH in willkommener Weise ergänzen.

Alledem schließen sich natürlich andere Algen an, z. B. in den Schwarzwaldmooren nach RABANUS Micrasterias denticulata und rotata im Frühling und Sommer, Closterium Lunula, Tetmemorus usw. im Herbst.

Über Pommern s. KLEMM, WILZEK, KRAMER, SCHULTZ u. a.

Für Illinois (U. S. A.) macht Transeau Angaben, denen wir einiges entnehmen. Zunächst die einjährigen Arten:

1. Im Herbst beginnen gewisse Formen sich zu entwickeln, bringen den Winter unter dem Eise zu, wachsen nach dem Auftauen rasch weiter und fruchten im März—April. Dahin gehören: Conferven, Vaucheria sessilis, geminata, Draparnaldia plumosa, Tetraspora lubrica usw.

2. Die Entwicklung beginnt im Spätherbst oder im Frühling, der Höhepunkt wird unter Bildung von Fortpflanzungsorganen im Mai erreicht: Zygnemen, Spirogyren, Mougeotien, Oedogonium, Bulbochaeten, Vaucheria hamata, Coleochaete scutata usw.

3. Keimuug im Frühjahr, Höhepunkt im Juli—August. Einige Oedogonien, Spirogyren und Mougeotien.

4. Keimung beginnt im späten Frühjahr, Wachstum den Sommer hindurch. Sexualorgane im September—Oktober. So verhalten sich nur relativ wenige Formen, z. B. einige Oedogonium-Arten.

Transeau nennt die aufgezählten Arten Winter-, Frühlings-, Sommer- und Herbst-Formen. Damit weicht er wohl ein wenig von den Bezeichnungen ab, welche auf Grund der Arbeiten von Fritsch, Rabanus, Steinecke, Hodgetts u. a. gewählt und auch oben benutzt wurden. Wenn man sonst von Frühlings- usw. Algen spricht, denkt man meistens an den Höhepunkt der Entwicklung und danach nennt man z. B. Draparnaldia und Tetraspora Frühlingsformen. Was konsequenter sei, mag dahingestellt sein.

Zu den oben erwähnten kommen noch diejenigen Algen, welche im Laufe einer Vegetationsperiode zwei Maxima haben. Allerdings ist das nicht immer konstant, wir sahen ja, daß gewisse Formen in einem Jahr eine, im nächsten zwei Hoch-Zeiten haben können. Auch von Verschiebungen des Jahres-Maximums unter den Wirkungen der Umwelt war schon die Rede.

Transeau nennt ephemer diejenigen Algen, welche explosionsartig in Massen erscheinen und so schnell verschwinden wie sie gekommen. Dahin rechnet er Scenedesmus quadricauda, Pediastrum Boryanum, Botrydium usw. Sie sind von den Jahreszeiten weitgehend unabhängig.

Perennierende Formen sind endlich Rhizoclonium spec., Cladophora glomerata, Cladophora fracta, Hyalotheca, Desmidium u. a. (Transeau). Die erstgenannten haben aber sicher, die letzteren wahrscheinlich eine Periode der Ruhe wie die früher genannten Meeresalgen, die Cladophoren z. B. pflegen bei uns im Frühjahr Fortpflanzungsorgane zu bilden.

### β) Plankton.

#### + In der See.

Um uns Rechenschaft zu geben über die zeitliche Entwicklung des Haliplanktons, wenden wir uns am besten an die Untersuchungen von Lohmann, welche derselbe am Ausgang der Kieler Föhrde anstellte. Sie gehören zu den genauesten, welche wir haben. Ein Blick auf die von ihm gegebenen Kurven (Fig. 738) läßt zwei Gruppen von Organismen leicht unterscheiden. Die einen haben im Laufe eines Jahres nur ein Maximum der Entwicklung, während die anderen zweimal im Jahre durch gewaltige Wucherung Hoch-Zeiten erzielen. Halten wir uns an die ersten, so ist das Winterplankton ausgezeichnet durch Rhodomonas pelagica. Sie ist das ganze Jahr vorhanden, erreicht aber den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Winter und beherrscht während dieser Zeit, d. h. vom November—Februar, vollständig die Plankton-Vegetation, „während keine der anderen Pflanzen über

einige wenige Zellen im Kubikzentimeter Wasser hinauskommt, finden sich von Rhodomonas im Durchschnitt der drei Wintermonate über 40 Individuen in einem Kubikzentimeter Wasser". Dieser Form gegenüber steht Pontosphaera

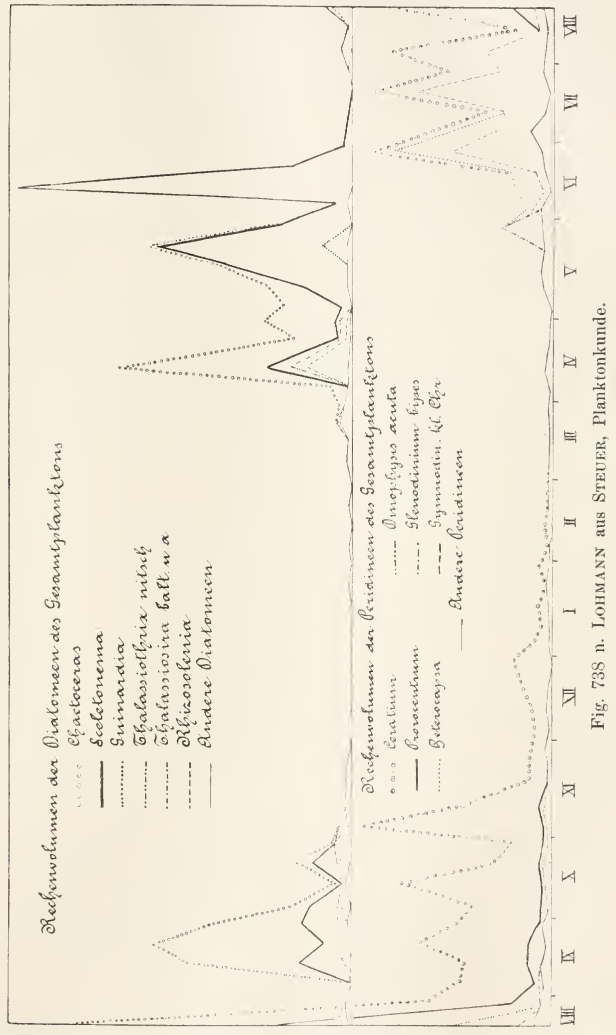



Fig. 738 n. LOHMANN aus STEUER, Planktonkunde.

Huxleyi, welche im August erscheint, rasch eine große Häufigkeit erreicht, aber schon Mitte September schnell abnimmt, um im Oktober—November ganz zu verschwinden. Coscinodiscus Grani erscheint im Sommer, Coscinodiscus concinnus im Winter und im ersten Frühjahr. Daraus ergibt sich ohne

weiteres der allgemein bekannte Satz, daß verschiedene Arten einer Gattung sich ganz verschieden verhalten können. Das um so mehr, als sie meistens verschiedenen Gebieten entstammen. Die erstgenannte Form lebt nämlich in der südlichen Nordsee und im englischen Kanal, während die zweite in der ganzen Nordsee besonders im Winter vorkommt.

Rhizosolenia fragillima u. a. fehlen von Dezember—März. Sie zeigen eine Wucherungsperiode im August und September und damit weisen sie dann auf die Peridineen hin, welche ebenfalls nur eine Hoch-Zeit haben. Diese erstreckt sich über die Zeit vom Mai bis zum Oktober-November. Im Winter werden sie vermißt. Natürlich dürfen nicht alle Formen dieser Gruppe über einen Kamm geschoren werden. Aus der Kurve ist ersichtlich, daß Ceratium während der ganzen wärmeren Monate gefunden wird, während Glenodinium bipes nur im Mai—Juni erscheint, Heterocapsa nur im Juni—Juli und Prorocentrum im August. Offensichtlich sind die meisten Peridineen auf die Zeit vom Juni—September zusammengedrängt. Sie stehen damit im Gegensatz zu denjenigen Formen, welche zwei Hoch-Zeiten aufweisen. Das sind die Diatomeen; vor allen Dingen Chaetoceras und Sceletonema costatum. Sie fehlen im Winter, beherrschen aber das Bild im Frühjahr, etwa von März bis in den Juni. Dann verschwinden sie von der Oberfläche unter Bildung von Ruhesporen, welche wohl auf den Boden des Meeres geraten. Im September—Oktober erscheinen sie dann noch einmal in großer Zahl, um wieder zu verschwinden und im Winter nur in einigen Exemplaren weiter zu vegetieren. Die Entwicklungszeiten dieser Arten und die Menge des produzierten Planktons sind in den beistehenden Kurven ebenfalls nach Lohmann angeben (Fig. 738).

Lohmann sagt zusammenfassend, nach den dominierenden Arten würde der Winter als die Periode von Rhodomonas, Frühjahr und Herbst als die der Chaetoceras und Sceletonema, der Sommer als die Zeit der Gymnodinien und Coccolithophoriden bezeichnet werden können.

An anderen Orten verhalten sich die Dinge ähnlich. Pavillard hat für den Etang de Thau die Reihenfolge nach denselben Grundsätzen angegeben, natürlich handelt es sich dort größtenteils um andere Arten, und Mangin hat entsprechende Beobachtungen auf der Reede von Saint-Vaast la Hougue gemacht. Ich gebe die von ihm gezeichneten Kurven in Fig. 739 wieder, ohne daß es notwendig erscheinen würde, noch viel darüber zu sagen. Wenn man die gesamten Planktonten zusammenzählt, erhält man auch hier ein Frühjahrs- und ein Herbstmaximum und solche werden nun für die verschiedensten Meere angegeben. Ich setze zunächst noch die alten Angaben von Murray über die schottischen Gewässer hierher. In diesen beherrscht im März und April Sceletonema vollständig die Situation, es schwindet später fast völlig, nur an gewissen Orten (Loch Etive) tritt es im August nochmals ungemein reichlich auf, jedoch in ca. 8—10 m Tiefe, während es im Frühling an der Oberfläche erschien. Im Sommer tauchen dann in manchen Fjorden Schottlands noch Chaetoceras curvisetum u. a. in außerordentlicher Üppigkeit auf, so daß man hier wie in anderen Fällen von einer lokalen Planktonflora reden kann.

Für das Mittelmeer machten Steuer, Schroeder und Lohmann Angaben, für die nördlichen Meere hat Gran unter Berücksichtigung der älteren Literatur vieles zusammengestellt. Im allgemeinen wiederholen sich auch hier die beiden Maxima. Ich kann nicht alles anführen und gebe nur noch aus Gran die folgenden Notizen:

An gewissen Orten der norwegischen Küsten erscheint

im Januar—März ein spärliches Tripos-Plankton (s. unten), dazu Halosphaera;

im April das Taenio-Plankton, charakterisiert durch zahlreiche Diatomeen, unter welchen Chaetoceras sociale dominiert;

im März reichlich Phaeocystis;

im Mai—Juni das Longipes-Plankton, gekennzeichnet durch Ceratium tripos var. longipes, Peridinium depressum, Peridinium ovatum und andere Peridineen;

im Juli—Oktober ein reiches Tripos-Plankton mit Ceratium tripos, Ceratium fusus, Ceratium furca, Peridinium divergens, Peridinium pellucidum, Dinophysis acuta u. a. Diese Formen können durch ein Sceletonema-Plankton ersetzt werden;

im Oktober—Dezember nimmt das Tripos-Plankton ab. Halosphaera viridis erscheint wieder.

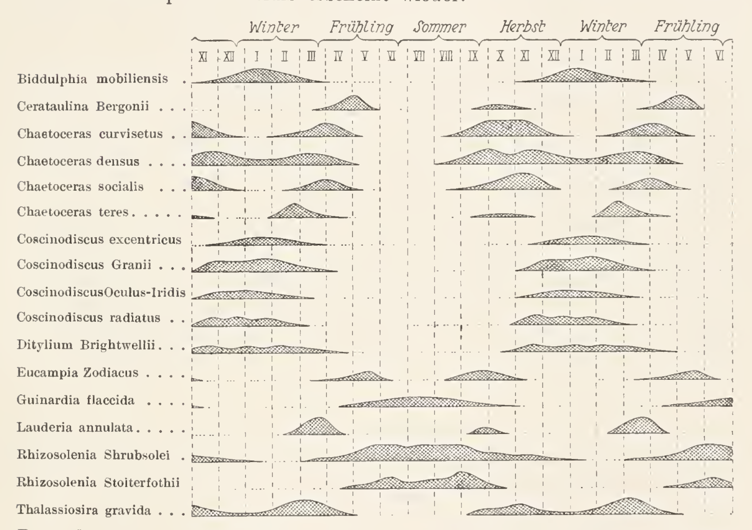



Fig. 739 n. Mangin. Verteilung der wichtigsten Planktonten bei St. Vaast la Hougue.

Lücke gab für die Nordsee brauchbare Daten, Herdman für die irischen Gewässer. Vieles andere muß ich übergehen.

Auffallend ist nun eine Verschiebung vieler Arten bezüglich ihrer Entwicklungszeiten an verschiedenen Orten. Gran weist z. B. auf die Tatsache hin, daß Phaeocystis Poucheti in den südlichen wärmeren Gewässern eine Frühlingsform ist, während sie weiter im Norden zu einer Hochsommerform wird. Offenbar entwickelt sie sich nur in bestimmten Temperaturen, welche naturgemäß im Norden später erscheinen, als in etwas weiter südlich gelegenen Regionen; und bezüglich der neritischen Diatomeen berichtet er, daß sie schon im März erscheinen, während die ozeanischen erst im Mai aufblühen.

Von Coscinodiscus oculus iridis sagt derselbe Verfasser: „Im nordatlantischen Strome außerhalb der norwegischen Küste fällt dieses Maximum in die Monate Februar—März, gleichzeitig mit dem Temperaturminimum;

während aber die Temperatur des nordatlantischen Stromes steigt, wird das Maximum unserer Alge gegen Norden und Osten verschoben, so daß es immer in den Grenzschichten zwischen dem wärmeren und dem kälteren Strome zu finden ist. In den Herbstmonaten ist Coscinodiscus Oculus Iridis in unserem Gebiete niemals in größerer Menge angetroffen worden."

Auch bezüglich anderer Formen gilt ähnliches. Es mag noch erwähnt sein, daß Sceletonema bei Kiel im Juni—Juli oder von Mai—Juli reichlich zu finden ist, während Pavillard sie für Süd-Frankreich von Februar bis März angibt.

Nach diesen Erfahrungen wird es begreiflich, wenn Gran erzählt, daß die Maxima im Norden immer mehr zusammenrücken. Im Skagerrak liegen diese im März einerseits, im November andererseits. Weiter im Norden bringen April—Mai und dann bereits wieder der September die Hoch-Zeiten. Steuer zeichnet im Golf von Triest ein Maximum für Dezember, Januar, Februar und ein zweites wohl erheblich kleineres für Juni—Juli. Er weist auch darauf hin, daß im hohen Norden die Entwicklung des Planktons nach van Hoeven, welcher dieses im Karajak-Fjord auf Grönland untersuchte, nur in die Monate Mai—August fällt. Dort ergibt sich für Chaetoceras furcellatum das folgende Bild:

„Chaetoceras furcellatum erscheint Ende Mai in geringer Menge, nimmt dann allmählich an Masse zu, bis es Ende August und Anfang September den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht, Sporen bildet und in der zweiten Hälfte des September mit dem ersten Frost plötzlich verschwindet, so daß Anfang Oktober nur spärliche meist leere Zellen herabsinkend sich noch nachweisen lassen."

Andere Formen verhalten sich ähnlich, z. B. heißt es von Thalassiosira Nordenskiöldi Cleve: „Ende März traten spärliche Zellen auf, Ende Mai wurden bereits 9 Millionen, am 19. Juli 90 Millionen und am 16. Aug. 180 Millionen Zellen in einem Vertikalfang gezählt. Während dann Thalassiosira bis zum 5. Sept. auf 28 Millionen zurückgeht, erreicht Chaetoceras in dieser Zeit sein Maximum. Im Oktober und Anfang November sind nur noch wenige Ketten vorhanden, die Mitte November verschwinden."

### ++ Süßwasser.

Wollte ich hierher nur den Satz schreiben: „Das Limnoplankton verhält sich bezüglich der Periodizität nicht grundsätzlich anders als das Haliplankton", so würde ich wohl von der Wahrheit nicht weit abweichen, aber ich würde den zahlreichen Forschern, welche auf die Ergründung der in Rede stehenden Erscheinungen viel Mühe verwandt haben, kaum gerecht werden. Nennen kann ich jedoch nicht einmal die Namen alle. Ich greife heraus.

Schweizer Seen: Amberg, Bachmann, Bally, Brutschy, Fuhrmann, Gaudin, Guyer, Limanowska, Lozéron, Rayss, Reverdin, Schröter, Schröter und Kirchner, Steiner, Suchland, Tauner-Fullemann [Yung].

Deutsche und österreichisch-ungarische Gewässer: Ammann, Apstein, Bethge, Entz, Huber, Kayser, Lauterborn, Lemmermann, Lindemann, List, Ruttner, Schaedel, Schroeder, Seligo, Steinecke, Voigt, Zacharias.

Nordische Seen: Hansen-Ostenfeld, Huitfeld-Kaas, Ostenfeld, Ostenfeld und Wesenberg-Lund, Strom, Wesenberg-Lund.

England: Griffiths [West], Hodgetts.

Rußland: Reinhard.

Amerika: Birge und Juday, Kofoid, Whipple, March, Transeau.

Asien: Lemmermann, Ostenfeld, Woloszynska.

Afrika: Schmidle, West.

Manche Schriften aus fernen Landen waren für mich nicht erreichbar. Am gründlichsten durchuntersucht sind in Europa wohl die Schweizer Seen unter SCHRÖTERS Leitung, sodann die dänischen und die deutschen Gewässer.

Wir beginnen zunächst mit kleineren Gewässern und setzen die Kurve (Fig. 740) von STEINECKE hierher, welche die Entwicklungszeiten einiger Desmidiaceen in der Blänke eines ostpreußischen Moores wiedergibt. Sie schließt unmittelbar an das an, was wir auf S. 410 über das Benthos sagten, und man kann ja ohnehin in Zweifel darüber sein, ob diese oft in und auf der Mudde sitzenden Konjugaten schon zum Plankton zu rechnen sind. Sicher aber zählen dazu die Flagellaten, deren zeitliche Verteilung am gleichen Ort Fig. 741 wiedergibt.

Schon diese beiden Aufzeichnungen lassen genau wie beim Meeresplankton ein Frühlings- und ein Herbstmaximum für gewisse, eine einzige Hoch-Zeit für andere Arten erkennen.

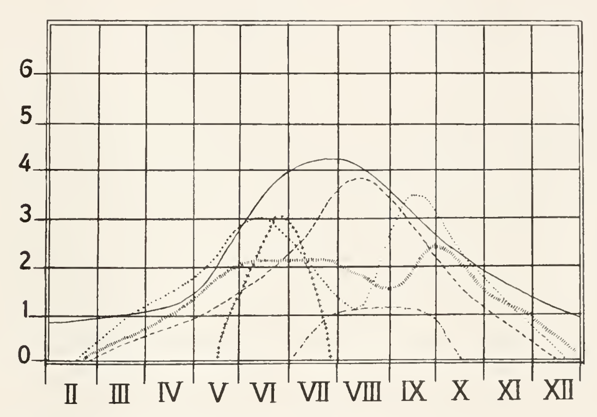



Fig. 740 n. STEINECKE. Entwicklungszeiten von ——— *Holacanthum antilopaeum*, ····· *Tetmemorus Brebissonii*, + + + *Pleurotaenium tridentulum*, -------- *Micrasterias truncata*, —·—·—· *Penium spirostriolatum*, ||||||||| *Cosmarium moniliforme*.

LAUTERBORN berichtete — wohl als einer der ersten — von der Periodizität der Algen in den Altwässern des Rheins bei Ludwigshafen-Mannheim. In diesen sah er auch während des Winters einen nicht unerheblichen Bestand an Planktonten; darunter z. B. Dinobryon. Dieses beginnt zu Anfang des Jahres eine erhebliche Vermehrung und erreicht sein erstes Maximum im April oder Anfang Mai, sein zweites im September. Der Flagellat wird dann im Juni von Asterionella erstmalig abgelöst, zum zweiten Mal im Oktober. Im Sommer (Juli, August) kommt dann Ceratium hirundinella massenhaft zum Vorschein, verschwindet aber in der kalten Hälfte des Jahres, es hat also nur ein Maximum.

Gehen wir zu größeren Seen über, so mögen die Angaben von LEMMERMANN über das Zwischenahner „Meer" (Oldenburg) erwähnt sein. Die Reihenfolge ist unter Weglassung der nebensächlichen und Heraushebung der charakteristischen Formen folgende:

| | |
|---|---|
| Januar—Februar . . . | Melosira dominiert |
| März . . . . . . . . . | Asterionella und Coelosphaerium |
| Mai . . . . . . . . . . | Pediastrum clathratum |
| Juni—September . . . | Schizophyceen |
| Juli—August. . . . . | Ceratium hirundinella |
| Oktober—Dezember . | Coelosphaerium u. a. treten erneut auf, |

über Winter blieben Pediastrum, Melosira, Cyclotella, Cyanophyceen u. a. am Leben.

Die Plöner Seen zeigen (Lemmermann) eine ähnliche Reihenfolge, nämlich:

| | |
|---|---|
| Januar—April . . . . | Melosira distans v. laevissima |
| April—Mai . . . . . | Diatoma elongatum |
| Juni—Juli . . . . . . | Asterionella gracillima, Anabaena |
| Juli. . . . . . . . . . | Fragilaria crotonensis |
| Juli—August. . . . . | Gloeotrichia echinulata |
| Oktober—November. . | Clathrocystis |
| Dezember—Januar . . | Melosira distans. |

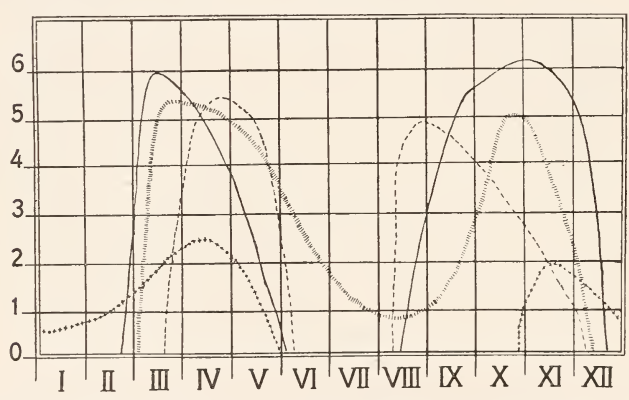



Fig. 741. Zeitliches Auftreten der wichtigsten Flagellaten in der Blänke des Zehlaubruches n. Steinecke. ——— *Mallomonas caudata*, ||||||||||| *Cryptomonas ovata*, ········ *Dinobryon pediferme*, + + + *Synura uvella var. Turfacia.*

Mit solchen Verzeichnissen könnte man Bände füllen; aber Papier und Druck sind heute teuer, so lasse ich ohne viel Worte einige Verteilungsbilder folgen, welche mir lehrreich zu sein scheinen. Leider sind dieselben von den Verfassern in etwas verschiedener Form gezeichnet.

Überblicken wir die verschiedenen Kurven, so fällt zunächst die außerordentliche Ähnlichkeit in der Verteilung vieler Planktonten des Süßwassers mit denen des Meeres auf. Das geht soweit, daß Ceratium nach Amberg (Fig. 742) fast dieselbe mehrgipfelige Kurve aufweist wie diejenige, welche Lohmann für dieselbe Gattung im Haliplankton zeichnete (Fig. 738). Nicht selten sind auch zweigipfelige Kurven für ähnliche Organismen. Ziemlich allgemein wiederholt sich auch das Auftreten gewisser Gruppen zu bestimmten Jahreszeiten. Die Diatomeen erscheinen in der kälteren Jahreszeit; die Chlorophyceen suchen den Sommer; ebenso die Peridineen. Die wärmsten Zeiten verlangen überall die blau-grünen Algen sie pflegen dem-

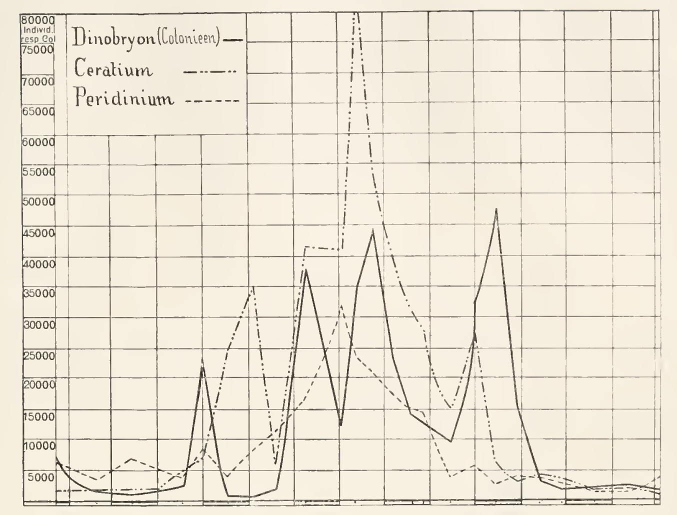



Fig. 742 n. AMBERG. Periodizität einiger Flagellaten des Katzensees.

2,500 000
2,000 000
1,500 000
1,000 000
500 000
0

Synedra ulna
Synedra delicatissima
Melosira granulata
Ceratoneïs arcus
Scenedesmus quadricauda
Scenedesmus obliquus
Pediastrum (P. boryanum u. P. pertusum)
Staurogena rectangularis

Juni Juli Aug. Sept. Okt. Nov. Dez. Jan. Febr. März April Mai
1903 1904

Fig. 743 n. RUTTNER. Periodizität einiger Algen der Prager Wasserleitung.

gemäß im Winter ganz zu fehlen. Doch gibt es von alledem auch Ausnahmen. Steuer führt einiges an.

Die Unterscheidung in Winter-, Frühling-, Sommer- und Herbstplankton fällt nicht schwer und es ist auch leicht zu erkennen, daß Frühling und Herbst die im allgemeinen bevorzugten Zeiten sind. Aber es kann nicht oft genug betont werden, daß die Maxima, welche so gern für die Gesamtmenge des Planktons errechnet und in Kurven dargestellt werden, nur Näherungswerte bieten. Sie mögen für die Frage nach dem Nährwert

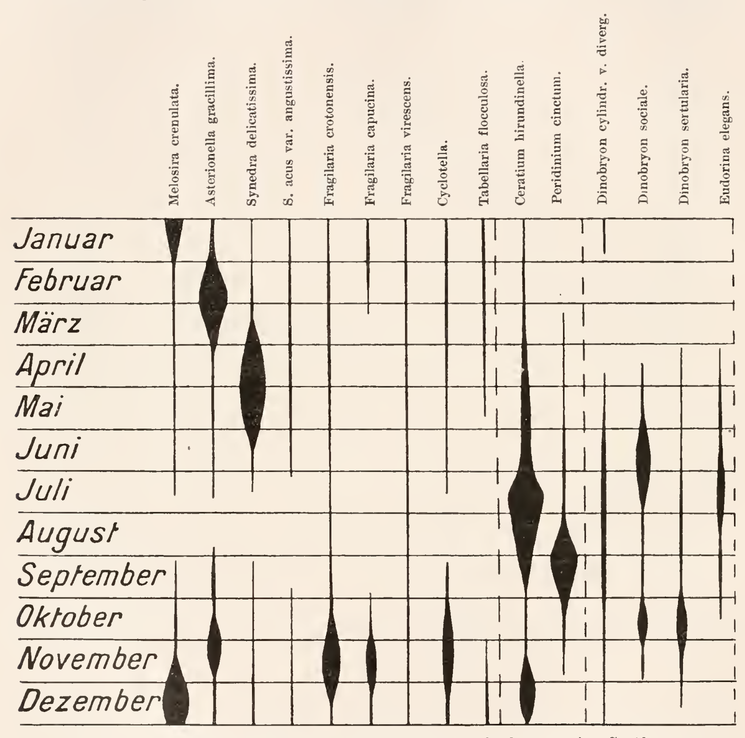



Fig. 744 n. Guyer. Zeitliches Auftreten einiger Planktonten im Greifensee.

des Planktons eine erhebliche Bedeutung haben, im übrigen scheinen sie mir für die Erkenntnis des Ganzen nicht so wichtig zu sein, wie die Prüfung der Hoch-Zeiten einzelner Organismen.

Die Kirschen blühen nicht nach dem Kalender. Die Eisheiligen erscheinen auch nur ausnahmsweise präzis an ihrem Namenstage; ebensowenig sind im voraus die Daten genau anzugeben, an welchen die Plankton-Organismen sich in größeren Mengen zeigen. Das ist ebenso verschieden, wie das schon früher (S. 411) behandelte Auftreten der Spirogyren und anderer Arten des Benthos. In aufeinanderfolgenden Jahren wechselt die Zahl der sichtbar werdenden Organismen und die Zeit ihres Erscheinens

oft außerordentlich; z. B. findet Kofoid im Illinois-River ganz außerordentliche Differenzen. Lantzsch gibt die nachstehende Tabelle:

| | Cyclotellen | | Gomphosphaeria lacustris | | Chromulina ovalis | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1911 | 1912 | 1911 | 1912 | 1911 | 1912 |
| 0 m | 2500[1] | 500[1] | 80 | 90 | — | 20 |
| 2 „ | 2400 | (750) | 80 | (70) | 20 | — |
| 5 „ | 2100 | 950 | 70 | 50 | 70 | 5 |
| 10 „ | 4300 | 850 | 140 | 90 | 70 | 5 |
| 20 „ | 250 | 370 | 30 | 80 | — | 5 |
| 30 „ | 150 | 230 | — | 15 | — | 5 |
| | 11700 | 3650 | 400 | 395 | 160 | 40 |

1) Eingeklammerte Zahlen interpoliert.

Daraus ist zu ersehen, daß die Cyclotellen im Jahre 1911 massenhaft, im Jahre 1912 ziemlich spärlich vorhanden waren, während Gomphosphaeria lacustris nicht in gleichem Maße schwankte.

Lehrreich sind auch die Befunde von Ruttner an Dinobryon, welche aus der nachfolgenden Tabelle zu ersehen sind: Sie geben die Zahl der in der Maßeinheit gefundenen Individuen (Kolonien) an.

| | I. | II. | III. | IV. | V. | VI. | VII. | VIII. | IX. | X. | XI. | XII. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1909 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 200 | 1 | — |
| 1910 | — | — | — | — | — | — | 1 | 1200 | 1 | — | — | — |
| 1911 | — | — | — | — | 1 | 40 | 1000 | 0 | 5 | 200 | 30 | 0 |
| 1912 | — | — | — | 0 | 100 | 15 | 600 | 15 | 1 | — | — | — |

Endlich gebe ich eine nach Guyer gezeichnete Skizze (Fig. 744), welche wiederum von drei Formen das wechselnde Vorkommen in aufeinanderfolgenden Jahren darstellt. Die Angaben beziehen sich auf dasselbe Gewässer. Wenn wir nun aber erst einmal dieselbe Art in verschiedenen Gewässern betrachten, dann wird die Sache so bunt und variabel, daß sie in wenigen Worten nicht wiederzugeben ist; Frühlingsformen an einem Ort sind Herbstformen an andern usw.

Aus allem geht wiederum hervor, daß gewisse Arten bald zwei Hoch-Zeiten, bald aber nur eine im Jahr erreichen können, und diese letztgenannten Fälle leiten dann hinüber zu dem, was im hohen Norden oder im Gebirge passiert. Wie das Benthos und das Haliplankton, so zeigt auch das Limnoplankton in den arktischen Seen wegen der kurzen Sommerzeit nur ein Maximum (Wesenberg-Lund), und nach Steiner verschiebt sich die Vegetationsperiode der schwebenden Algen umso mehr, je höher man in die Hochgebirge emporsteigt. Im Berner Oberland hat der Hinterburgsee (1500 m) eine Vegetationszeit von 4–5 Monaten. Die Algen erreichen ihr Maximum im August. Immerhin hat Ceratium hirundinella noch zwei Maxima; das erste anfangs August, das zweite Mitte September. Im Hagelsee (2300 m) herrscht nur während zweier Monate ein ausgiebiges Vegetationsleben. Die Hoch-Zeit für das Plankton liegt Ende November.

Wie das hochnordische und das hochalpine Plankton, so drängt sich auch das ephemere auf eine kurze Spanne Zeit zusammen. Die Ähnlichkeit ist allerdings eine recht äußerliche, denn die ephemeren Formen sind kaum in der Weise an die Jahreszeiten gebunden wie die ersteren. Die Organismen, von welchen wir eben reden, treten gern in ungeheuren Mengen sowohl

im Süß- als im Seewasser auf, und entfalten sich sehr rasch. Dann spricht man seit alter Zeit von der Wasserblüte. Die Literatur über diese ist sehr ausgedehnt, weil mit Vorliebe jeder Fall, der zur Beobachtung kommt, gebucht wird. Ich erwähne nur einiges.

Fast jeder Botaniker hat schon das Ergrünen von Teichen, Tümpeln usw., besonders im Sommer, beobachtet. O. ZACHARIAS führt eine Anzahl von Fällen auf, in welchen bald Chorella, Golenkina, Polyedrium, Pediastrum, bald Carteria, Eudorina, Euglena usw. die mehr oder weniger reine Ursache dieser Erscheinungen waren (s. a. NAUMANN). Auch Desmidiaceen treten in solchen Massen auf, daß sie ein „speziesreines" Plankton bilden. HUBER fand in dieser Weise Hyalotheca dissiliens. WILCZEK fand in einem Teich

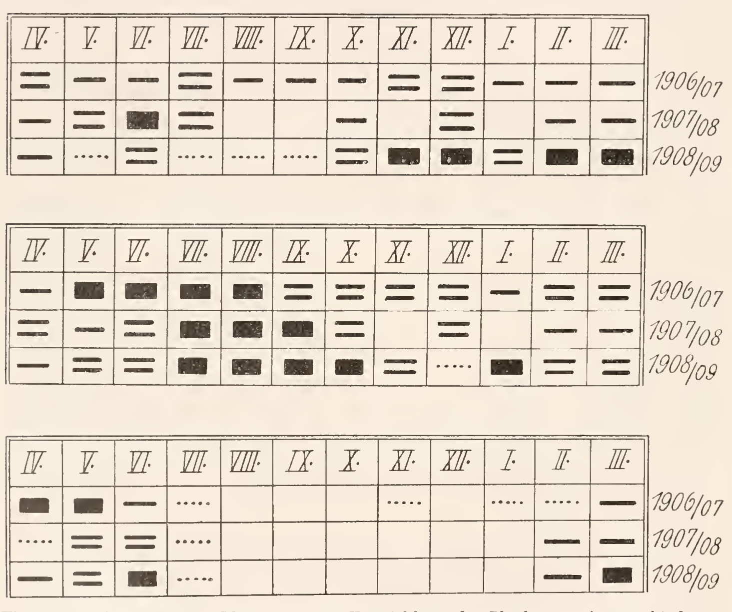



Fig. 745 n. BRUTSCHY aus dem Zugersee. Entwicklung der Planktonten in verschiedenen Jahren. ▬ dominierend, ═ sehr häufig, — nicht selten, ····· selten.

bei Greifswald reines Closterium acerosum, in einem anderen Euastrum oblongum, in einem dritten Micrasterias Crux melitensis; VAN OYE macht aus Java entsprechende Angaben.

Euglena sanguinea ruft die Blutseen hervor, welche KLAUSENER für die Hochalpen bearbeitete; in anderen Fällen erwies sich Astasia haematodes als die Ursache, in wieder anderen Glenodinium.

Ceratien und andere Peridineen verursachen Braunfärbungen. Dinobryon ist oft massig vorhanden (NAUMANN), ebenso Chrysococcus (BRANNON).

Am häufigsten aber treten Cyanophyceen auf. Das Rote Meer wird durch Trichodesmium erythraeum gefärbt, das „Burgunderblut" des Murten- und anderer Schweizer Seen rührt von der Oscillatoria rubescens her. Trübgrün, gelbgrün bis strohgelb wird die Wasseroberfläche durch andere

„Blaugrüne". Anabaena flos aquae und Limnochlide werden viel genannt, dazu kommen Clathrocystis aeruginosa, Coelosphaerium Kützingianum (vgl. Wolf), Anabaena spiroides (Denis), Anabaena macrospora (Ammann), Oscillaria Agardhii (Wislouch) usw. Eine Zusammenstellung gab Wolf; auch Kolkwitz sagte einiges. Naumann gab historische Notizen. Zu vergleichen ist auch Zacharias.

Eine besondere Form der Wasserblüte ist die Erscheinung, welche als „mare sporco" in der Adria bekannt ist. Forti, Cori und Steuer, Leder u. a. haben darüber berichtet. Es handelt sich um Schleimmassen, welche gewaltige Mengen von Peridineen und vor allem von Diatomeen enthalten. Unter den letzteren dominiert Chaetoceras. Die Massen stören den Fischfang, die Fischer nennen sie wegen ihrer eigenartigen Färbung die „Limonata". Eine solche erschien vor Triest am 16. Januar 1914. Chaetoceras curvisetum beherrschte alles. Eine Bora putzte bald das ganze Diatomeenplankton weg. Am 25. Februar aber war es wieder da und bestand vorzugsweise aus Chaetoceras diversum (Leder).

Die vielen Erörterungen, welche sich an die durch Wasserblüte erzeugte Wasserfarbe knüpfen, übergehen wir.

### b) Die Ursachen der Periodizität.

Der Wechsel von Sommer und Winter ist auf dem Lande wie im Wasser für den Wechsel der Vegetation in erster Linie entscheidend. Das ist leicht gesagt, aber schwer ist es nun, die wirkenden Faktoren im einzelnen herauszuschälen. Das Auge richtet sich naturgemäß in erster Linie auf die in Frühling, Sommer, Herbst und Winter gegebenen Abstufungen der Wärme und des Lichtes. Welches von beiden wirkt an erster Stelle? Vielleicht darf man beide gar nicht so scharf trennen. Wenn ich ein Gewächshaus im Winter zu stark heize, vergeilen die Pflanzen, und wenn im Sommer Lichtfülle und Temperatur nicht im Einklang stehen, arbeitet der pflanzliche Organismus auch nicht normal — es sei denn, daß er an polare oder alpine Regionen angepaßt ist. So hat denn Lohmann ganz richtig das Produkt aus Licht und Temperatur in die Rechnung eingestellt.

Trotzdem möchte man natürlich die Wirkungen beider Faktoren in der Beurteilung der Einzelfälle wie auch der Gesamtheit voneinander trennen, und das gelingt wenigstens zuweilen. Würde man nur aus den wenigen Kulturerfahrungen einen Schluß ziehen, nach welchen viele Algen recht erhebliche Temperaturdifferenzen ohne weiteres ertragen, so würde man Wärme oder Kälte als entscheidende Faktoren überhaupt nicht anerkennen wollen, das wäre aber doch wohl verfehlt.

Immerhin hat Berthold auf Grund seiner Beobachtungen im Neapler Golf geschlossen, daß hier die Temperatur die Periodizität der Algen nicht stark beeinflusse, und wenn man das berücksichtigt, was wir oben (S. 383) über die Ursachen der Algenverteilung im Golf berichteten, wenn man ferner in Rechnung zieht, wie oft die kurzlebigen Algen jener Gebiete den Veränderungen des Lichtes mit der Jahreszeit sehr genau folgen, ohne wesentliche Rücksicht auf die herrschende Temperatur, so kommt man tatsächlich zu dem Schlusse, daß die Massenentwicklung im Frühjahr erfolgt, weil um diese Zeit den meisten Algen das Licht zusagt, während es im Hochsommer zu grell wird und nur für gewisse, spezifisch befähigte Formen unschädlich bleibt. Sinkende Lichtintensität im Herbst würde dann wiederum auch niedrig gestimmten Formen das Fortkommen ermöglichen.

Auch in nördlicheren Meeren greift zweifellos der Wechsel der Lichtstärken im Winter, Frühling und Sommer bestimmend oder gar dominierend

in den Gang der Ereignisse ein. Das ergibt sich aus den Kulturen und aus mancherlei kleinen Beobachtungen, z. B. macht Kuckuck darauf aufmerksam, daß bei Helgoland Delesseria sanguinea und auch andere Algen (z. B. Laminarien) ihr Wachstum im Januar—Februar beginnen, zu einer Zeit, in welcher die Belichtungsdauer ständig wächst, während die Temperaturkurve, die bei Helgoland Ende Februar ihren niedrigsten Punkt erreicht, noch sinkt. Ähnliches ist wohl auch an den Tangen der Nordmeere nachzuweisen und gilt mit geringen Änderungen auch für die Ostsee usw.

Doch wir sahen schon, daß zu diesen Winteralgen die Tange der oberen Litoralregion in einem gewissen Gegensatz stehen, indem sie in der kalten Zeit auch dort stark zurückgehen, wo von einer mechanischen Wirkung des Eises nicht mehr die Rede sein kann. Manche erfrieren einfach, wie auf S. 362 bereits erwähnt, aber das scheint mir fast die Ausnahme zu sein. Es ist altbekannt, daß die obersten Wasserschichten den Veränderungen der Lufttemperatur ziemlich weitgehend folgen, während schon in relativ geringer Tiefe der Einfluß der Luftwärme stark reduziert ist. So kann ja im Winter eine inverse Schichtung des Wassers zustande kommen, indem in gewisser Tiefe wärmeres Wasser gefunden wird als an der Oberfläche. Aus dieser Tatsache kann man manches für die Algen schließen, z. B. könnte das winterliche Hinabsteigen litoraler Algen in die Tiefen, das wir auf S. 280 für Woods Hole erwähnten, wohl zwanglos auf diesem Wege eine Erklärung finden, und ebenso wird man jene Tatsache in Rechnung setzen müssen, wenn man das Vorkommen und Wachsen der Delesseria- und ähnlicher Formationen verstehen will. Freilich nicht immer entspricht das Auftreten der Algen im Winter der inversen Schichtung.

Der gewaltige Rückgang der Algen in Seen, Flüssen und Tümpeln hat gewiß auch seinen Grund in der Temperatur-Herabsetzung, die ja oft genug mit Eisbildung verknüpft ist. Aber Eis und Kälte ist nicht immer entscheidend; das zeigen die vielerwähnten Schlenken des Schwarzwaldes (S. 356) ebenso wie manche Befunde in Polarmeeren (S. 357). Bei den angezogenen Beobachtungen von Rabanus lag die Temperatur um 0° herum, nicht tiefer. Es wäre sehr wohl möglich, daß bei der länger dauernden und größeren Kälte die Gewässer und die Algen derart durchfrieren, daß die letzteren zum großen Teil zugrunde gehen. So scheinen mir die Dinge z. B. in den ostpreußischen Mooren zu liegen.

Höhere Temperaturen können ebenfalls das Leben der Algen beenden bzw. für Abschluß der Vegetationsperiode sorgen. Rabanus fand in der Dreisam bei Freiburg Ulothrix im Mai in üppiger Entwicklung, sah sie aber vom 25. ab in 4 Tagen völlig schwinden, weil die Temperatur des Wassers bei sonnigem Wetter 17° überstiegen hatte; Stigeoclonium tenue hielt sich so lange, bis die Wasserwärme etwa 20° erreicht hatte. Im Ravennabach ging die Temperatur nicht so hoch, hier zeigte Ulothrix keine Abnahme. Sie erschien auch in der Dreisam wieder, als die Wassertemperatur sank usw.

Auch Spirogyren schwinden, wenn die Temperatur ein gewisses Maß übersteigt. Während Ulothrix seine Fäden in Schwärmer oder Gameten aufzulösen pflegt, kennzeichnen bei Spirogyra die Zygoten das Ende. Durch Klebs, Benecke u. a. wissen wir, daß die Kopulation durch Temperatursteigerung in die Wege geleitet wird; oft genügt ein Übertragen in kleine sich leicht erwärmende Gefäße, um den Prozeß in die Wege zu leiten. Im großen kann das in jedem See, Wasserloch usw. vor sich gehen, welche die Algen enthalten; darüber berichtet auch Fritsch.

In all den letztgenannten Fällen bleibt natürlich auch das Licht nicht ohne Wirkung auf den Gang der Ereignisse, und im Einzelfall ist immer

noch schwer zu sagen, ob die Lichtfülle oder die Wärme des Früh- oder Hochsommers das Entscheidende sei.

Noch einmal muß an das erinnert werden, was wir in einem früheren Abschnitt über die Wärme und deren Wirkungen in den großen ozeanischen Strömungen sagten. Wenn Pontosphaera (S. 291) beim Eintritt in wärmere Gebiete partiell vernichtet wird, so bedeutet das ein Erscheinen an einem, ein Verschwinden am anderen Ort, entweder zu gleichen oder zu verschiedenen Jahreszeiten. Wenn die Wassermassen des Golfstromes sich an den Azoren vorbei wälzen, das eine mal beladen mit Planktonten, die aus dem Polarstrom stammen (S. 292), das andere Mal ohne diese, weil die aufeinander prallenden Wassermassen jener Ströme zu der einen Zeit eine Wärme besaßen, welche den Übertritt ermöglichten, das andere Mal aber so differierten, daß die „Impfung" ganz oder fast erfolglos war, treten auch hier Temperaturwirkungen als das Ausschlaggebende in den Vordergrund (Lohmann). Nach Cleveu, Ekman ist das Plankton der Irminger See im November arm, weil arktisches Wasser eintritt.

Nicht vergessen werden darf auch das Erscheinen der atlantischen Algen mit den Strömungen in den Nordmeeren. Es wurde darüber schon auf S. 292 manches gesagt. Ich erinnere noch daran, daß die auf dort erwähnten Planktonten von den nordischen Forschern teils als nordisch, teils als ozeanisch usw. bezeichnet werden — nach ihrer Herkunft. Lohmann sagt auch, daß die Periodizität in Beziehung zur Verbreitung in Nord und Süd stehe.

Verbinden sich hier Strom und Wärme zu gleichsinniger Wirkung, so sind es in anderen Fällen Strömung und Salzgehalt, welche Planktonten in die Erscheinung treten lassen. Ich erinnere an das Auftauchen von verschiedenen Planktonten vor der Kieler Föhrde (S. 345), welche stets mit dem schwereren Wasser eintreffen, an die Wanderungen von Nordseeformen in die Ostsee (S. 342) usf.

Ströme bringen auch Nährstoffe. Das schönste Beispiel dafür ist das so oft erwähnte Aufblühen des Planktons im Skagerrak, wenn im Frühjahr nährstoffreiches Wasser aus der Ostsee eintrifft (S. 233). Die Wirkungen des Zustroms von Süßwasser aus den Flüssen wurde auf S. 234 gestreift, dort wie auch an anderen Stellen wurde auf die Abhängigkeit des neritischen Planktons von den flachen Küstengebieten, hingewiesen, in welchen Nährmaterial vom Boden emporgeführt wird. Wenn die Limonata (S. 423) vor Triest in Abhängigkeit von der Wassererneuerung steht, ist das wohl nur ein Fall dieser allgemeinen Erscheinung. Ruttner zeigte, wie schon auf S. 239 erwähnt, daß einfließendes Schmelzwasser die Leitfähigkeit von Süßwässern ändert und damit auch den Gehalt an festen Stoffen, das wirkt auf das Plankton; auch Suchlandt stellte Messungen in dieser Richtung an. Solche Untersuchungen sollten im größeren Umfange angestellt werden, sie sind nicht aussichtslos. Einstweilen liegt fast zu wenig vor. Vielleicht gibt dieses Verfahren auch weitere Aufschlüsse über die Frage, wie weit, bei Austrocknen kleiner Gewässer die steigende Konzentration einen Einfluß übt. Wir finden einiges über das Letztere bei Transeau, Hodgetts u. a.

Die Vertikalzirkulationen sind, wie in Abschnitt IV gezeigt, ein Mittel, um zu bestimmter Zeit Nährstoffe an bestimmte Orte zu schaffen und damit das Plankton rasch zum Aufblühen zu bringen. Nathansohn hat das für die Meere ausführlich erörtert (S. 238 ff), Amberg aber hat, wie schon einmal erwähnt (S. 239), an Whipple erinnert. Nach letzterem sind „in tiefen Seen zwei wohlgeschiedene Wachstumsperioden zu bemerken" —

Frühjahr und Herbst. In seichten Gewässern ist die Frühlings-Hoch-Zeit größer als diejenige des Herbstes, wie wir das z. B. bei Spirogyren (S. 411) gesehen haben, weil hier die Zirkulation nicht so klar in die Erscheinung tritt. Amberg geht so weit, zweigipfelige Kurven (Fig. 742) daraus zu erklären, daß zwischen der Zirkulation zeitweilig wieder — bei warmem Wetter — eine Stagnation einsetzt, während welcher die Nahrungszufuhr geringer ist. Es ist das einer der wenigen mir bekannten Versuche, den Kurvenverlauf im einzelnen zu diskutieren. Er reizt zur Fortsetzung.

Allerdings darf man nicht immer auf die Nährstoffzufuhr abheben, Kofoid konnte in Illinois keine engen Beziehungen zwischen dieser und dem Plankton erkennen.

Die Stratifikation bedingt eine Schichtung des Stickstoffs, des Siliciums, der Kieselsäure, vor allem auch des Sauerstoffs und der Kohlensäure. Das alles wirkt ebenfalls auf Zeit und Ort der Planktonentwicklung (Abschnitt IV).

Machen wir für das Erscheinen der Algen die Nahrungszufuhr verantwortlich, so liegt es nahe, das Verschwinden auf Rechnung des Stoffmangels zu setzen. Allen hat ja in seinen Kulturen (S. 231 u. 233) Erschöpfung des Mediums als Ursache des Absterbens erkannt und Naumann hat in größeren Kulturen den Nährstoffmangel durch Zugabe von P und N ausgeglichen, um dann eine Hoch-Zeit des Planktons hervorzurufen, Benecke hat gezeigt, daß die Zygotenbildung der Spirogyren durch Stickstoffmangel beschleunigt wird. Was in den Kulturen erfolgt, wird auch im Freien möglich sein. Benecke legt dar, daß im Frühsommer die rasch aufschießende Phanerogamen-Vegetation so viel Stickstoff an sich reiße, daß in kleinen Behältern der Mangel schon fühlbar hervortritt, oder aber, es werden die Stickstoffverbindungen dadurch ins Minimum gedrängt, daß andere Faktoren, die das Wachstum bedingen, günstiger werden. Einzelheiten können hier übergangen werden, denn ein strikter Beweis liegt nicht vor, die Anregung ist aber erfreulich. Besonders Gran, Karsten u. a. haben Nährstoffmangel auch im Meer für vieles verantwortlich gemacht. Sie nehmen ein Verbrauchen der Nährstoffe bis zum Minimum und eine Regeneration in den vegetationsarmen Zeiten aus den Leichen an. Das ist im Grunde ja auch der Gedanke Nathansohns. Aber hier wie dort erhebt man doch wohl den Einwand, daß zwar durch die Organismen Schwankungen im Nährstoffgehalt herbeigeführt werden können, daß aber kaum je minimale Mengen gefunden wurden. Klar zu liegen scheint mir diese Frage nur für Kulturen und kleine wie kleinste Gewässer, in welchen u. a. der Sauerstoff fehlen könnte.

Zweifel ähnlicher Art wie die obigen haben Kofoid zu dem Versuch veranlaßt, die Periodizität aus inneren Ursachen zu erklären. Auch das ist natürlich unsicher.

Für gewisse Standorte spielen Regengüsse direkt oder indirekt eine Rolle. Von den Regenpfützen, die wir u. a. auf S. 409 erwähnten, brauchen wir nicht zu reden, die Sache ist zu selbstverständlich. Eher schon darf man van Oyes Angaben herausheben, wonach in den javanischen Strömen und Bächen die Algen bei Beginn der Regenperiode erscheinen und sich während dieser entwickeln. Endlich zeigte Kofoid für den Illinois eine Abhängigkeit vom hohen Wasserstand insofern als die Wassermassen höher gelegene und seichte Seitenarme, Altwässer usw., die zeitweilig trocken liegen, überfluten, und dann Organismen aus diesen in mehr oder weniger großer Zahl in den Hauptstrom hineinspülen.

Die Entwicklungsfolge der Planktonten an ihren Standorten ist im Prinzip nicht anders als diejenige der Algen des Benthos oder gar der

Landpflanzen. Schneeglöckchen und Eranthis, Scilla autumnalis und Colchicum finden ihre Parallele unter den Wasserpflanzen genau so wie die Laubbäume, deren Laubausbruch zu verschiedenen Zeiten erfolgt. Wie die Frühjahrsblumen sich in bestimmter Reihenfolge ablösen, so lösen sich auch die Algen des Planktons in einem gewissen Rhythmus ab. Wie im sonnigen Süden der Hochsommer arm ist an Vegetation, so ist es auch die Hochsee; wie in der Arktis und im Hochgebirge sich alles auf wenige Monate zusammendrängt, so auch in der See — das Benthos und das Plankton sind darin gleich.

Wie die Acker- und Gartenunkräuter ungebeten fast zu jeder Jahreszeit wuchern, so auch gewisse Planktonten. Wie umgegrabenes Land die Unkräuter vermehrt, so auch die Planktonten. Solche Gedankengänge sind nicht neu, man lese z. B. bei Schütt nach.

Lohmann sagt, daß die Keime der Planktonten an sehr vielen Orten vorhanden sind, daß sie aber nur dort in Massen erscheinen, wo für sie günstige Faktoren — wohl in Mehrzahl — zusammentreffen. Das ist bei den höheren Pflanzen ebenso. Deren Samen gelangen an viele Orte, aber sie gehen nur an günstigen Plätzen auf. Und wenn Lohmann Vermehrungsstärke auf der einen und Vernichtungsgröße auf der anderen Seite die Masse der Organismen, welche an einem Ort erscheint, bestimmen läßt, so ist das wiederum im Leben aller Organismen das gleiche; man denke an das explosionsartige Auftreten von Unkräutern wie an andere Schädlinge und deren Bekämpfung durch den Menschen.

Jede Spezies wird nicht allein durch die Außenwelt, sondern auch durch ihre Eigenart in jeder Vegetationsperiode in eine bestimmte Bahn gelenkt. Wie weit die erblichen Eigenschaften entscheidend eingreifen, wie weit sie durch die Außenwelt übertönt werden, ist nicht in alle Einzelheiten festgestellt. Fritsch sagt darüber einiges bezüglich Spirogyra. Während bei den höheren Pflanzen eine Beeinflussung des ganzen Werdeganges zwar durchaus möglich, aber auch nicht ganz leicht ist, lassen sich die Algen mit geringerem Energieaufwand in diese oder jene Richtung zwingen. Nur so ist es verständlich, daß viele Formen zwischen Frühling, Sommer und Herbst gleichsam wählen können, daß sie in einem Jahr reichlich im anderen schwach zur Entwicklung kommen, und sich der Beobachtung fast entziehen.

## 2. Der Formwechsel.

### a) Die Temporalvariation.

Genaue Messungen zahlreicher Individuen aus den verschiedenen Planktontengruppen haben ergeben, daß eine und dieselbe Art zu verschiedenen Jahreszeiten verschiedene Größe aufweist; vielfach sind mit solchem Wechsel der Dimensionen auch Abweichungen in der Form verkettet. Diese Erscheinung bezeichnet man als Temporalvariation. Nicht selten wird auch das unglückliche Wort Saisondimorphismus angewandt; besser ist es, mit Lauterborn von Cyclomorphose zu reden.

#### Flagellaten.

Um was es sich handle, wird am besten klar, wenn wir aus Lohmanns Untersuchungen ein Beispiel wiedergeben. Er unterscheidet bei Ceratium tripos v. baltica:

1. Die Forma typica (Fig. 746, *I*). Der Rumpf ist groß (52—55 μ breit, 55 μ lang), die Hinterhörner sind stark rückwärts gebogen.

2. Forma l a t a ist kleiner als die erstgenannte. Rumpf 36 μ breit, 42 μ lang bei den größeren Exemplaren. Die Hörner sind nicht zurückgebogen, sondern spreizen nur schräg nach hinten stark auseinander (Fig. 746, *II*). Der Panzer hat ein Maschenwerk aus feinen Leisten.

3. Forma l i n e a t a ist im Durchschnitt noch etwas kleiner als die vorige, vor allem ist sie schlanker (Fig. 746, III). Das gilt auch für die

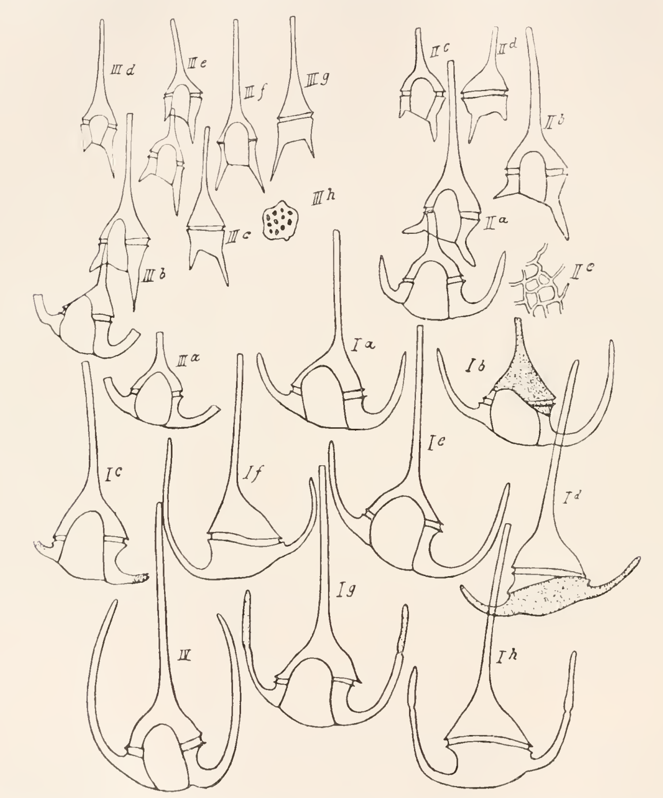



Fig. 746 n. LOHMANN. *Ceratium tripos balticum.* I f. *typica.* II f. *lata.* III f. *lineata.* IV f. *pendula.* II a, III b Ketten aus verschiedenen Formen bestehend. II e, III h Panzerstrukturen.

Hinterhörner, welche, nur wenig gespreizt, ziemlich straff nach hinten gerichtet sind.

4. Forma t r u n c a t a gleicht der Forma typica, aber die Hinterhörner sind kurz über der Wurzel abgeschnitten bzw. abgestoßen, wie es in **1**, 60 beschrieben. Fig. 746, *IIIa* zeigt das.

Man konnte im Zweifel sein, ob diese so wechselnden Gestalten wirklich zusammen gehören, allein LOHMANN fand, wie aus Fig. 746 ersichtlich, Ketten, welche die verschiedenen Formen nebeneinander enthielten; bei der

Teilung einer Zelle kann die eine Hälfte zur einen, die andere zur anderen Form werden. Wir haben schon in **1**, 63 Ähnliches nach Kofoid abgebildet.

Für Ceratium tripos steht nun durch Lohmann fest, daß die beschriebenen Veränderungen der Form im engsten Zusammenhang mit den Jahreszeiten stehen. Die Formen lata, lineata und truncata fehlen im Winter und Frühling in der Ostsee fast ganz, sie treten nur im Hochsommer und Herbst auf, sie entwickeln sich sprunghaft aus der f. typica, welche stets daneben vorhanden ist, und sie können nach Lohmann nicht wieder zur typischen Form zurückkehren. Im Spätherbst nehmen die genannten Typen ab, dann erscheint eine neue, noch nicht erwähnte Form, nämlich die f. pendula; sie ist ausgezeichnet durch lange, gegen das Apikalhorn zu gebogene Hörner (Fig. 746, III). Sie beherrscht im Januar und Februar das Feld, dann überläßt sie der Forma typica die Herrschaft, und diese wird, wie schon erwähnt, im Sommer durch lata lineata und truncata mehr oder weniger ausgiebig abgelöst.

Im Süßwasser verhält sich Ceratium hirundinella ganz ähnlich.

Diese Art tritt in allerlei Modifikationen auf; am markantesten sind die dreihörnigen Spielarten auf der einen, die vierhörnigen auf der anderen Seite. Postzingulare Platten (**1**, 57) entwickeln sich eben in verschiedener Weise. List hat Gewässer in Hessen mehrere Jahre hintereinander beobachtet und das Verhalten der Ceratien genau gebucht. Er gibt folgendes an (Fig. 747):

| | |
|---|---|
| März—April | Alle Ceratien dreihörnig, das vierte Horn ganz minimal entwickelt. |
| Mai . . . | Alle Hörner strecken sich in die Länge, besonders das vierte. |
| Juni . . . | Dreihörnige Zellen nicht mehr vorhanden. In der zweiten Hälfte des Monats ist der Höhepunkt der „Vier-Hörner“ erreicht. |
| Juli . . . | Die Länge der Hörner nimmt ab; dreihörnige Formen wieder etwas reichlicher. |
| September . | Die Vier-Hörnigen überwiegen wieder. |
| Oktober . . | Fast wie im Frühling. |

So war der Gang der Ereignisse durch vier Jahre; 1912 aber wurden in dem Teich, dessen Schicksale wir mit Bezug auf die Ceratien soeben schilderten, vierhörnige Zellen überhaupt nicht wahrgenommen.

Die obigen Daten beziehen sich nur auf ein bestimmtes Gewässer; andere im gleichen Gebiet können sich ganz anders verhalten. List gibt dafür mehr als ein Beispiel und ein Vergleich von Fig. 747 mit Fig. 748 genügt uns, das darzutun.

In anderen Gegenden ist es genau so; z. B. gibt Bally folgendes an: Die als Ober- und Untersee bezeichneten Abschnitte des Züricher Sees sind in diesem Punkt verschieden.

Im Untersee zeigen sich im Winter dreihörnige, schwach spreizende Typen, im Sommer aber erscheinen meist große, vierhörnige, stark gespreizte Formen.

Im Obersee fehlt diese Form; in ihm herrscht im Sommer eine Spielart mit schwacher Spreizung der Hinterhörner und wenig entwickeltem vierten Horn.

Lauterborn hat für Dinobryon ähnliche Angaben gemacht, er weist vor allen Dingen darauf hin, daß in den Kolonien die Länge der

Einzelgehäuse variiere, z. B. nahm sie bei Dinobryon cylindricum in derselben Kolonie von unten nach oben nicht unbeträchtlich zu. Bei Dinobryon

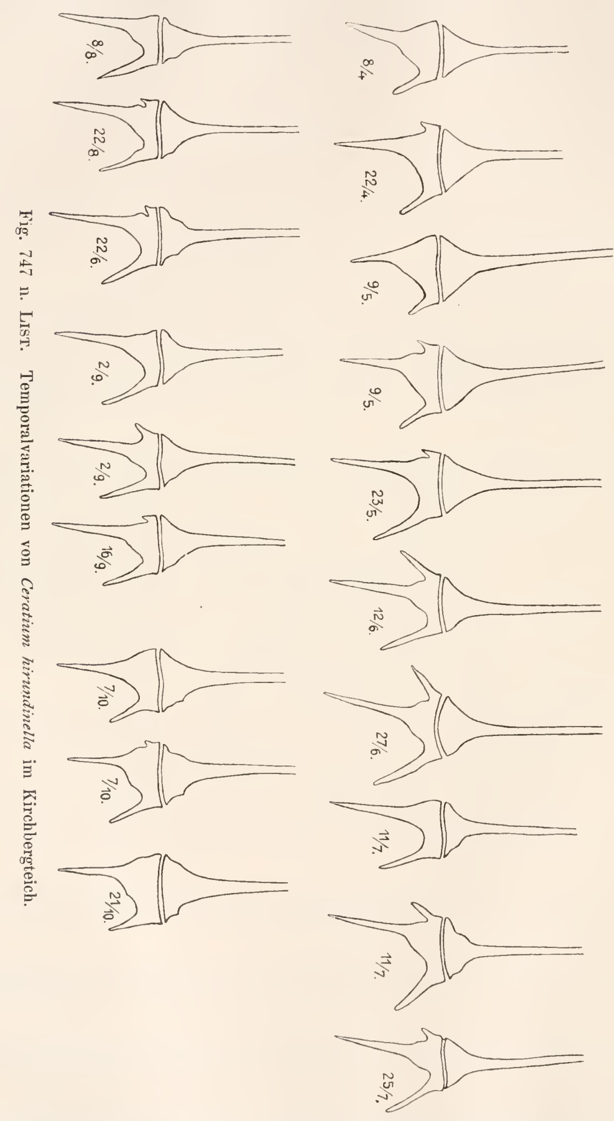



Fig. 747 n. List. Temporalvariationen von *Ceratium hirundinella* im Kirchbergteich.

stipitatum waren die basalen Gehäuse an ihrem Hinterende spitz kegelförmig, während die apikalen am Hinterende stielförmig ausgezogen erschienen.

Wir haben einige markante Fälle herausgegriffen, hätten aber ebenso gut Beispiele aus den Arbeiten von Wesenberg-Lund, Entz, Ammann, Krause, Guyer, Apstein, Zacharias, Schneider u. a. wählen können. Weiteres Material findet sich in den auf S. 416 zitierten Schriften. In allen kehren grundsätzlich dieselben Dinge wieder. Vor allem wird fast überall hervorgehoben, daß die dreihörnigen Formen aus den keimenden Zysten hervorgehen, daß sich erst später die vierhörnigen aus den dreihörnigen entwickeln. Im übrigen sind der Variationen so viele, daß man behaupten möchte, jeder See und jeder kleine Teich habe seine Eigenart. Diese Erkenntnis ist allerdings bereits von Hensen 1887 und vor allem von Lauterborn 1893 angebahnt worden. In der ersten Arbeit dieses Forschers sind schon die Grundlagen dessen enthalten, was hier auseinandergesetzt wird. Ihnen folgten dann Wesenberg-Lund und zahlreiche andere. Noch mehr sind die Temporalvariationen von Zoologen bearbeitet worden, einfach deswegen, weil an den tierischen Planktonten all diese Erscheinungen fast noch schärfer zur Beobachtung gelangen. So verlockend es wäre, kann ich die Dinge hier nicht behandeln, weil ich sie nicht genügend kenne. Steuer gibt Literatur und einige Auskunft. Außerdem wäre wohl auf Wesenberg-Lund, Lauterborn u. a. zu verweisen.

Fig. 748 n. List. Temporalvariation von *Ceratium hirundinella* im Waltersteich.

**Diatomeen.**

Neben den Untersuchungen über das Zooplankton gingen andere einher über das Verhalten der Diatomeen. Die erste Arbeit mit klaren Resultaten stammt von Schröter und Vogler. Sie maßen Länge und Breite der Fragilaria crotonensis aus dem Zürichsee. In diesem fanden sich vorzugsweise zwei Formen, eine kleinere — curta — und eine größere — subprolongata. — In den Jahren 1896 und 1897 herrschte im ganzen die kleine Form, nur im August und September trat sie gegen subprolongata völlig zurück. Im November 1898 verschwand die kleine Form ganz, die größere blieb allein übrig und beherrschte das Feld bis Februar 1901 ganz und gar. Während dieser Zeit aber nahm sie an Größe ständig ab. Der Kurvengipfel sank von 117 auf 90 (Fig. 749).

Lozéron hat ebenfalls im Zürichsee Asterionella gracillima untersucht. Auch er findet in den Jahren 1896 und 1897 zweierlei Formen miteinander wechselnd. Im Frühling 1899 schwand die größere, eine

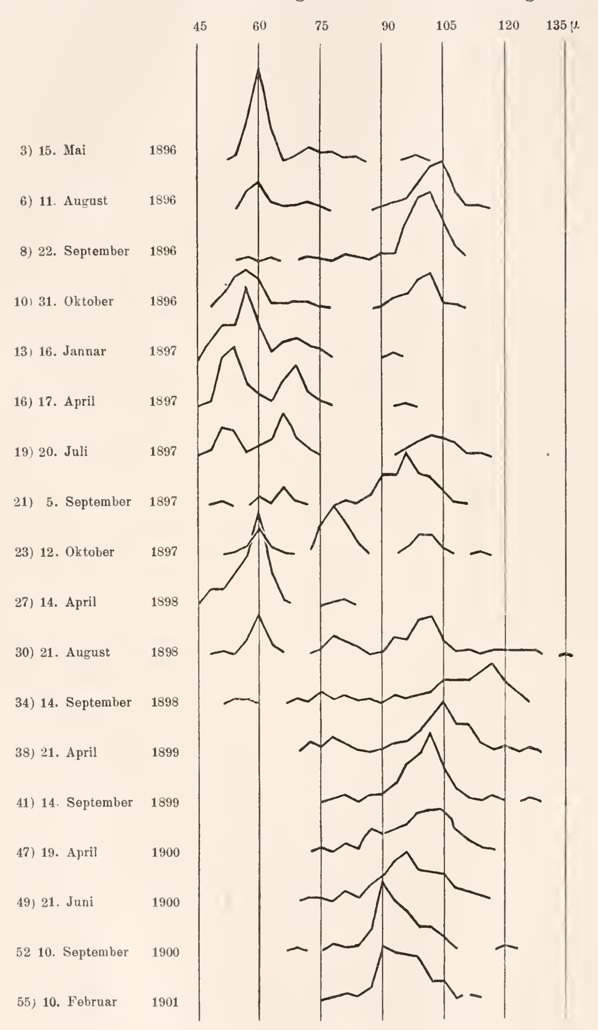



Fig. 749 n. Schröter u. Vogler. Variationskurven der Bandbreite von *Fragilaria crotonensis*.

kleinere trat an deren Stelle und nahm nun bis zum Herbst 1901 ebenfalls langsam ab. Die kleineren Zellen, welche 1899 erschienen, waren zu Ketten vereinigt.

Woloszynska fand ähnliches, sie sah in polnischen Gewässern an derselben Diatomee vom 15. Mai bis Anfang Dezember nur Sterne, dann kamen bis Anfang Mai reichlich Ketten zum Vorschein, daneben auch Bänder; doch blieben auch Sternformen in erheblicher Menge bestehen. Ketten-, Stern- und Bandform steht in keinem Zusammenhang zu den Größenverhältnissen der Einzelzellen.

Wesenberg-Lund findet wie frühere Forscher mehrere Jahre hintereinander die zweigipfeligen Kurven der Asterionella, dann tritt fast sprunghaft — im Verlauf von 4—6 Wochen — eine große Form in den Vordergrund. Diese nimmt ganz langsam an Größe ab, derart, daß im Furesee erst nach etwa 4 Jahren das Minimum erreicht wird. Das bedeutet jährlich einen Größenverlust von nur wenigen Mikren. Die großen Veränderungen vollziehen sich im Sommerhalbjahr nach dem großen Frühlingsmaximum zu der Zeit, in welcher die Zahl der vorhandenen Individuen relativ am geringsten ist.

Meeresdiatomeen sind in der angegebenen Richtung naturgemäß weniger untersucht. Immerhin geht aus Befunden Grans an Rhizosolenia hervor, daß sich auch bei jenen manches wird finden lassen. Wir schilderten in **1**, 177, daß Rhizosolenia hebetata plötzlich zur semispina wird. Nun ist die hebetata-Form im Winter, die semispina-Form im Frühling und Sommer häufiger; das läßt auf eine Cyclomorphose schließen. An Ceratium erinnert die genannte Form durch die plötzliche Änderung der Struktur, und das teilt sie mit den übrigen in **1**, 177 abgebildeten Diatomeen. An sie schließen sich nach Mangin Biddulphia polymorpha u. a. Reverdin beschreibt plötzliche Größenänderungen von Fragilaria und Asterionella usw.

Außer einer kurzen Angabe bei Yendo ist mir nichts bekannt geworden, was für eine Cyclomorphose im Benthos sprechen könnte — wenn man nicht die ganzen periodischen Erscheinungen, z. B. bei den Laminarien, dazu zählen will.

### Die Zusammenhänge.

Alles das muß wohl zur Cyclomorphose in irgendeiner Beziehung stehen, und ebenso leisten gewiß die Auxosporen einiges in dieser Richtung, wenigstens hat Bachmann dargetan, daß die Variationskurve der Cyclotella bodanica zu jener Erscheinung in engste Beziehung zu bringen ist.

Erklären sich so die raschen Vergrößerungen, so fragt sich, wie man das Kleinerwerden verstehen soll. Wesenberg-Lund hat gewiß recht, wenn er die langsame Größenabnahme von Fragilaria, Asterionella u. a. auf das Teilungsgesetz der Diatomeen zurückführt, nach welchem ja jede jüngere Schale um ein Geringes kleiner werden muß als die ältere.

Mit den eben aufgedeckten Beziehungen sind aber natürlich noch nicht alle Ursachen der Temporal-Variation klargelegt. Um diese zu ergründen, erinnern wir an die Beobachtungen von Lauterborn, Wesenberg-Lund, Bachmann, Krause, List, Ammann, Guyer, Lozéron, Rayss u. a., wonach fast jedes Gewässer seine besonderen Formen von Ceratium oder von tierischen Planktonten wie Anouraea u. a. hat. Zwei Teiche, welche nur ein paar hundert Meter voneinander liegen, können sich verschieden verhalten, Abschnitte größerer Seen können voneinander differieren; und so konnte Bachmann die Ceratium hirundinella-Typen zeichnen, welche jeden Schweizer See oder jedes schottische Gewässer charakterisieren; Krause skizziert die Varianten derselben Art in den ostpreußischen Seen; Ammann macht Angaben für bayerische Seen usw. Für Anouraea liegen besonders von Lauterborn schöne Angaben vor. Schon Schröter und Vogler gaben an, daß

von Fragilaria crotonensis die Form subprolongata für den Zürichsee, die Form prolongata für den Genfer See charakteristisch sei. Andere Forscher machen entsprechende Angaben. Somit ist deutlich, daß in jedem Gewässer um einen spezifischen Typus Form- und Größenverhältnisse jeweils schwanken bzw. pendeln.

Überall wird mit den erwähnten Beobachtungen der Hinweis verbunden, daß die spezifische Form durch besondere Eigenart jedes Gewässers bedingt und von dieser aufgeprägt sei. Bewiesen hat es List dadurch, daß er in einen Teich, welchem die Ceratien fehlten, Formen aus einem anderen Gewässer einsetzte. Diese Ceratien vermehrten sich gut, behielten aber nicht die Form bei, in welcher sie übertragen waren, sondern nahmen eine neue Variante an.

Nun fragt sich, welche Faktoren in jedem See und jedem Teich die Formänderungen herbeiführen und bedingen. Da wird regelmäßig auf Sommer- und Winterformen hingewiesen, und es wird auch gezeigt, wie aus Fig. 746 ersichtlich, daß die Winterformen die größeren, die Sommerformen die kleineren sind. Das gilt auch für Lauterborns Anouraea. Die meisten Forscher weisen auch darauf hin, daß die Temperaturen einen entscheidenden Einfluß haben müßten. Das war durch jene Arbeiten nicht streng zu erweisen. Nun aber haben Huber und Nipkow die Zysten von Ceratium hirundinella bei verschiedenen Temperaturen keimen lassen und es ergab sich, daß tatsächlich die Verkürzung der Ceratien mit zunehmender Erwärmung des Wassers allein durch die Temperatur ausgelöst werden kann. Ferner zeigten sie, daß bei steigender Temperatur die Zahl der vierhörnigen Individuen ganz erheblich zunimmt. So ergab sich denn, daß bei 23—26° sehr viel mehr Individuen dieser Art gegeben waren als bei 16—18°; ebenso wächst die Spreizung der Hinterhörner mit steigender Temperatur. Das geht allerdings nur bis zu einem Optimum; bei 28—30° war die Zahl der Vierhörnigen wieder reduziert.

Solche Befunde berechtigen zu dem schon früher mehrfach gezogenen Schluß, daß im Freien die Temperatur für Form und Größe der variierenden Planktonten maßgebend sei; u. a. hat z. B. Lauterborn hervorgehoben, die Größe des Panzers von Anouraea sei umgekehrt proportional der Höhe der Wassertemperatur. Er macht mich mündlich darauf aufmerksam, daß die Ceratien in dem als Obersee bezeichneten Teil des Bodensees kaum Variationen zeigen, weil hier der Temperaturausgleich wegen der Tiefe des Sees zu langsam ist. Im flacheren Untersee dagegen treten Variationen reichlich auf. Das stimmt dann weiterhin zu der von Wesenberg-Lund und vielen anderen Forschern gemachten Beobachtung, wonach die Temporal-Variationen in alpinen und arktischen Seen fehlen, weil hier die Temperatur nicht hoch genug hinaufgeht.

Schon die erwähnten Forscher können sich der Tatsache nicht verschließen, daß doch auch andere Ursachen maßgebend sein können. Besonders hervorgehoben aber wird noch von Guyer, daß die Formänderungen nicht immer den Temperaturänderungen genau entsprechend verlaufen und Ammann geht noch weiter. Nach ihm sind die Temporal-Variationen im allgemeinen von den meteorologischen Verhältnissen des Jahres unabhängig. Nach Guyer ist auch der Wasserstand, des Greifensees wenigstens, entscheidend für den Formwechsel, d. h. wohl die etwas verschiedene Konzentration des Wassers. Die Mitwirkung chemischer Agenzien bei diesen Vorgängen ergab sich auch in den Versuchen von Huber und Nipkow. Verdünnte Lösungen von salpetersauerem Kalium (0,5 ‰) z. B. verkürzten das Apikalhorn, verlängerten das Antapikalhorn, während unter der gleichen

Bedingung das rechte Hinterhorn eine Reduktion erfuhr. Auch in Nährlösungen verschiedenster Art wie sie Klebs und Knop benutzten, trat eine Förderung der einen, eine Reduktion anderer Hörner ein.

Ähnliche Schlüsse ergaben sich für die Vorgänge in der Natur. Ammann sagt, daß Staffel- und Weßlingsee (Bayern) mit Moorgrund größere Ceratientypen beherbergen als der Würmsee (Starnberger See), der stark kalkhaltig ist. Huber und Pestalozzi konnten auch feststellen, daß Ceratium hirundinella, wie sie sagen, „ein optisch fein eingestellter Organismus ist"; das diffuse Tageslicht stellt das Optimum dar. Abweichungen von ihm haben auch Abweichungen in der Form zur Folge.

In Wirklichkeit wird die Sache wohl so liegen, daß in vielen Fällen ein Faktor, nämlich die Temperatur, alles beherrscht, während in anderen andere Eigenschaften des Mediums hinzutreten und vielleicht auch unter Umständen die Wirkungen der Wärme übertönen, wie das ja bei anderen Lebensvorgängen auch nicht selten ist.

Nun erhebt sich freilich die Frage, ob die Temperatur eine direkte Wirkung ausübe oder ob sie durch Veränderung der Viskosität des Wassers indirekt Abänderungen erzielt. Wesenberg-Lund war wohl der erste, welcher auf die Änderungen des spezifischen Gewichts mit der Temperatur hinwies und dartat, daß dieser Faktor vielfach für die Planktonten das Entscheidende sei. Er spricht davon, daß die Tragkraft des Wassers mit der Wärme abnehme. Ostwald hat die Sache dann etwas präziser gefaßt und auf die Viskosität abgehoben. Viele Forscher sind denn auch der Meinung, daß diese, die sich ja verhältnismäßig stark mit der Temperatur ändert, das Entscheidende sei. Besonders Krause hat das wieder betont und hat auch gezeigt, daß in verschiedenen Seen Ostpreußens die Zähigkeit des Wassers verschiedene Werte besitzt. Dafür spricht auch Karstens Angabe, wonach (S. 333) die geringen Differenzen in der Dichtigkeit zwischen dem Indischen und Atlantischen Ozean gewaltige Unterschiede in der Form der Ceratien bedingen.

Andere aber stimmen nicht ganz zu. Schon List hat gewisse Bedenken erhoben, und vor allem hat Ammann Messungen angestellt, aus welchen er schließt, daß bei im Sommer verkleinerten Zellen die spezifische Oberfläche nicht größer werde. Das aber gerade ist das, was nach Ostwald gefordert werden muß. Das Verhältnis der Oberfläche des Körpers zu seinem Volumen muß das richtige Ausmaß haben. Das ist, wie gesagt, nach Ammann nicht der Fall. Mir scheint, daß diese Frage noch nicht vollständig gelöst sei, und daß weitere Untersuchungen erforderlich sind. Auch ist mir nicht klar geworden, weshalb in gewissen Jahren gewisse Formen ausbleiben, wie z. B. die auf S. 429 erwähnten vierhörnigen Ceratien

## b) Dauerzustände.

Wir haben bislang nur die Zeiten angegeben, in welchen die Algen bzw. ihre Fortpflanzungsorgane erscheinen. Es wird aber nötig sein, den Dingen etwas weiter nachzugehen. Da erhebt sich zunächst die Frage, wie alt überhaupt eine Alge werden kann; und die Antwort wird allgemein lauten, daß es, wie bei den Landpflanzen einjährige, mehrjährige und perennierende Formen gibt. Vielleicht muß man zunächst einmal unterscheiden zwischen Hapaxanthen (Monocarpen) und Polycarpen. Zu der ersten Gruppe zählen die üblichen annuellen Formen, das sind namentlich die Algen, welche in der litoralen Zone im Frühjahr und Sommer erscheinen, um nicht sehr lange auszuhalten. Dahin mögen Ulothrix, Mono-

stroma-Arten, dann Myrionema und Ectocarpus, Castagnea usw., ferner Helminthocladia, Helminthora, Nemalion usw. zählen. Kuckuck, Jónsson u. a. geben darüber Auskunft.

Zu den hapaxanthen Formen muß aber nach Börgesen auch Himanthalia gezählt werden. Die Scheiben derselben entwickeln sich langsam und können je nach dem Standort einige Jahre leben, ohne zu fruchten. Je günstiger die Bedingungen um so rascher werden die Riemen mit den Konzeptakeln gebildet. Nach Entleerung aller Oogonien sterben jene ab. Die Scheiben bleiben eine Zeitlang erhalten; aber sie fruchten nicht zum zweitenmal. Das führt dann hinüber zu den Laminarien.

Wir haben im 2. Band (S. 133) erzählt, daß manche Arten einmal schwach, das nächste Jahr stärker fruchten, um dann zugrunde zu gehen. Andere Laminariaceen freilich sind perennierend wie die zahlreichen großen roten und grünen Tange, die aufzuzählen sich erübrigt.

Mögen die Algen lang- oder kurzlebig sein, sie müssen irgendein Mittel besitzen, um zu überwintern oder zu übersommern; ganz allgemein, um die ungünstigen Zeiten zu überstehen.

Landalgen, wie Oedocladium, Protosiphon, Botrydium verhalten sich in diesem Punkte den höheren Landpflanzen durchaus analog, die Zygoten der beiden ersteren sind ausdauernd, und es existieren bei allen Gattungen Dauerzellen (Hypnakineten resp. Hypnozysten), welche man den Knollen, Zwiebeln usw. an die Seite stellen kann. Dasselbe kann mit den Basalblasen geschehen, in welche bei den Dasycladaceen alles Plasma zeitweilig hineinschlüpft. Diese Gruppe gleicht in vieler Beziehung den Landalgen, ebenso die Characeen mit ihren Knöllchen.

Bei den Algen des Süßwassers kehren Hypnozygoten wieder, besonders bei denen, welche dem Wechsel der Jahreszeiten im seichten Wasser stark ausgesetzt sind oder gar mit dem Austrocknen rechnen müssen. Ich erinnere nur an Ulothrix, Oedogonium, Vaucheria, Characeen, Coleochaete, Volvocinen, Conjugaten usw. Die derbe Membran der Zygoten, verbunden mit dem häufig auftretenden Hämatochrom, hilft über alle Unbilden des Winters oder Sommers hinweg.

Daneben leisten Aplanosporen, Akineten und ähnliche Bildungen, nicht zuletzt die Ruhezellen der Acetabularien und ihrer Verwandten das Ihrige. Ökologisch gleichgestellt sind ihnen die Zysten der Chrysophyceen, der Dinoflagellaten usw., nicht minder die Dauersporen der Diatomeen. Mag es sich um Benthos oder Plankton handeln, Hypnozygoten, Akineten, Zysten, Dauersporen usw. sind meistens dazu bestimmt, auf den Boden der Gewässer abzusinken und bis zum Beginn der neuen Entwicklungsperiode dort zu ruhen. Nicht immer sind sie dort nachweisbar; aber gelegentlich treten sie doch in großen Mengen auf, wie Amberg und vor allem Huber und Nipkow für die Zysten der Ceratien zeigten. Diese ließen sich in bestimmten Schlammschichten des Zürichsees nachweisen, ja, es war möglich, die Zeit ihrer Ablagerung zu bestimmen.

Notwendig freilich sind diese Bildungen nicht, fast in allen Gruppen können vegetative Zellen über Winter und Sommer erhalten bleiben ohne wesentlich zu wachsen und ohne sich wesentlich zu verändern. Das ist fast zum Gesetz geworden bei den Diatomeen des ozeanischen Planktons. Die Zellen mögen ihren Inhalt ein wenig verändern, aber sonst geschieht nichts; auch bei Halosphaera und vielen anderen tritt das gleiche ein.

Das Fehlen ausgeprägter Ruhestadien ist aber überhaupt das Kennzeichen der Meerespflanzen. Das mag im Zusammenhang stehen mit der relativen Gleichmäßigkeit der Lebensbedingungen. Das Austrocknen

der Ozeane hat noch niemand erlebt und extremste Temperaturen werden auch nicht wahrgenommen.

Im Gegensatz zu den Oosporen der meisten Grünalgen keimen die Zygoten von Bryopsis, Codium, Dasycladus usw. sofort, ohne jede Ruhepause; dasselbe gilt von den befruchteten Eiern der Ectocarpeen, Fucaceen usw. ebenso wie von denen der Florideen, und aus kaum einer dieser Algengruppen sind auch andere ausdauernde Einzelzellen irgendwelcher Art bekannt, nur Acetabularia und einige wenige andere Meeresalgen machen die bereits erwähnte Ausnahme. Es sind das aber auch Hochsommerformen, welche immerhin unter etwas anderen Bedingungen leben mögen als die Frühlings- und Herbstvegetation.

Wo die Zygoten nicht ruhen, müssen andere Entwicklungsstufen deren Dienst versehen. Vielfach werden die Jugendstadien herangezogen. Juranyi berichtet, daß die Oosporen von Oedogonium diplandrum sofort keimen, daß aber die Keimpflanzen überwintern. Zahlreiche Ectocarpeen dauern in ähnlicher Weise aus. Ich sah häufig im Spätherbst noch Zoosporen derselben keimen. Im Winter waren an den Standorten, z. B. auf dem Laub der Fucaceen, nur kriechende Fäden sichtbar. Diese trieben im Frühling aus. Die annuellen Helminthoren, Helminthocladien, welche wir auf S. 436 erwähnten, ruhen offenbar ebenso in Form von Basalscheiben oder irgendetwas Ähnlichem (s. auch Kuckuck).

Die Jugendstadien der Batrachospermen und Lemaneen sind unverkennbar ein Überwinterungsmittel. Die Sohlen und Pseudochantransien stellen den widerstandsfähigsten Teil der Pflanze dar, sie sind gegen Kälte und Lichtmangel relativ unempfindlich und können wohl mehrere Jahre hintereinander Langtriebe erzeugen.

Das Extrem in dieser Richtung scheint mir Cutleria darzustellen. Ihr Aglaozonia-Stadium ist für ungünstige Zeiten wie geschaffen und tut seinen Dienst in Nord und Süd.

In einem gewissen Gegensatz zu den überwinternden Jugendstadien bleiben von vielen Algen mehr oder weniger große Stücke der ausgewachsenen Pflanzen am Leben.

Pilayella (Ectocarpus) litoralis läßt etwa im Juni zahlreiche Büschel zugrunde gehen, nachdem sie fruktifiziert hatten, manche aber bleiben auch (z. B. im Schutz von Fucus-Büschen) erhalten. Sie wachsen nicht bis zum Herbst und sehen recht heruntergekommen aus, dann aber sind sie befähigt, unilokuläre Sporangien zu erzeugen. Den Winter halten sie nicht immer mehr aus. Diesen und anderen Ectocarpeen ähnlich verhalten sich manche Florideen, Cladophora u. a. Die Algen sind oft das ganze Jahr da, treiben aber oft nur wenige Wochen im Frühjahr.

Solche Fälle leiten hinüber zu den perennierenden Arten, bei welchen nur wenige altersschwache Individuen, gelegentlich auch jüngere, durch Unfälle zugrunde gehen, bei denen im übrigen aber der ganze Bestand erhalten bleibt. Die zu Beginn einer neuen Vegetationsperiode eintretenden Veränderungen sind oft kaum sichtbar, nur bei genauer Betrachtung findet man die wachsenden Spitzen heraus, die sich von den ruhenden durch Konsistenz und Farbe etwas unterscheiden. Das kann man an den Fucaceen beobachten; auch bei Furcellaria fastigiata und Phyllophora membranifolia haben die wachsenden Individuen hellere Spitzen bzw. einen helleren Laubrand.

Junge und alte Teile sind bei Phyllophora Brodiaei schon etwas schärfer unterschieden; die Ränder der Sprosse, welche zeitweilig ihr Wachstum sistierten, treiben nach Darbishire (Fig. 750, *2*) nur lokal aus, und

demnach heben sich die jungen Sprosse durch einen relativ schmalen Stiel von den älteren ab.

Prinzipiell verschieden von solchen Vorgängen sind die Lauberneuerungen der Laminarien nicht; daß solche interkalar erfolgen, tut an sich nichts zur Sache. Manche Laminarien klingen sogar an Phyllophora membranifolia an; wir sahen, daß bei einigen die Einschnürung zwischen altem und jungem Laube fehlt. Man unterscheidet die beiden letzteren nur an der Konsistenz.




Fig. 750. Ersatzsprosse. *1 Ptilota serrata (Pterota plumosa)* n. CRAMER. *2 Phyllophora Brodiaei* n. DARBISHIRE. *3 Cryptonemia Lomation* n. BERTHOLD. Die jüngeren Sprosse sind hell gehalten.

Andere Arten freilich zeigen die Unterschiede zwischen altem und jungem Laub in ganz augenfälliger Weise, darüber und über die Zeiten, in welchen das erfolgt, haben wir auf **2**, 132 berichtet.

Wenn wir sagten, daß die großen Fucaceen in toto perennieren, so schließt das nicht aus, daß einzelne Glieder derselben periodisch abgeworfen werden, besonders bei den weit differenzierten Formen. So werden überall die fruchttragenden Ästchen alsbald nach der Entleerung beseitigt. Fucus Areschougii wirft in Halland nach KYLIN die Rezeptakel tragenden Äste Ende Juli und im August ab, neue Fruchtzweige erscheinen gegen Ende Dezember und werden im Mai bis Juni so weit gebracht, daß sie ihre Sexualorgane entleeren. Bei Halidrys, Ascophyllum, eventuell auch bei

Cystosiren (Valiante) und Sargassen, kann man Ähnliches leicht beobachten und ebenso den Ersatz an anderer oder an gleicher Stelle verfolgen. Letzteres trifft z. B. bei Ascophyllum zu, wo die absterbenden Fruchtsprosse aus den Randgruben heraus ersetzt werden.

Ähnlicher Sproßersatz kommt bei den Florideen vor, z. B. bei Ptilota serrata J. Ag. (Pterota plumosa Cramer) und deren Verwandten nach Cramer. In Fig. 750, *1* sind die dunkel gehaltenen Sprosse zwei, die hellen ein Jahr alt; letztere sind bei Beginn der neuen Vegetationsperiode entwickelt und stellen zum Teil wirkliche Adventiväste vor, welche aus Rindenzellen hervorgehen; zum Teil aber geht bei den sehr regelmäßig angeordneten Langtrieben (Fig. 750, *1*) die Entwicklung zurück auf Astanlagen resp. Scheitelzellen, die bereits im Vorjahr angelegt, aber damals nicht entwickelt waren. Cramer schildert das eingehend. Soweit ich sehe, kann sich der genannte Prozeß unter Abwerfen älterer Teile mehrere Jahre nacheinander wiederholen, und damit ist ein Zuwachs gegeben wie bei höheren perennierenden Pflanzen.

Auch die „ruhenden" Augen der Desmarestia erinnern an diese.

Mit Phyllophora Brodiaei hat nach Bertholds Angaben Cryptonemia Lomation (Fig. 750, *3*) insofern Ähnlichkeit, als die jungen Sprosse gegen die älteren scharf abgesetzt sind. Die Sache aber wird hier dadurch kompliziert, daß sich an der Basis der Laubflächen Rippen sekundär entwickeln, welche bestehen bleiben, wenn die Flächen zugrunde gehen. Das Rippengewebe überwallt seitlich die abgestorbenen Teile, und so kommen annähernd runde Stiele zustande, welche später die jüngeren Laubflächen tragen. Auch „Jahresringe" werden hier beobachtet. Berthold schildert die Dinge im einzelnen.

Solche Formen leiten hinüber zu dem, was wir (**2**, 353 u. 411) von Delesseria berichtet haben. Die Rippen älterer Sprosse dieser Alge sind im Januar—Februar (Kuckuck, Kolkwitz) allein vorhanden, aus ihnen brechen dann um die genannte Zeit bei Helgoland zahlreiche junge Triebe hervor, welche bis Mai zu den breiten Blattformen heranwachsen. Später verblaßt das Laub und geht endlich zugrunde, nur die Mittelrippe bleibt. Diese liefert dann im Herbst die kleinen Triebe mit den Sexualorganen, welche im Januar—Februar entleert werden. Martensia wirft nach Entleerung der Sporen den ganzen netzförmigen Rand (**2**, 304) ab, es bleibt nur die undurchbrochene Fläche übrig; aus dem oft inzwischen zerschlissenen Rande erstehen in der nächsten Vegetationsperiode neue Netzmaschen.

Nun mögen Fälle folgen, in welchen nur die basalen Regionen der Pflanzen in der schlechten Zeit übrig bleiben. Berthold berichtet, daß von Bangia zeitweilig nur die unteren Teile der Sprosse vorhanden sind, daß diese aber bei günstigem Wetter wieder austreiben. Nicht viel anders leben andere Algen der litoralen Region, z. B. Enteromorphen, Ulothrix (?) usw., sowie auch Gracilaria. Thuret und Bornet geben an, daß die fruchtenden Sprosse zu bestimmter Zeit in einiger Entfernung über der Haftscheibe absterben. Aus den zurückbleibenden Stümpfen gehen in der nächsten Vegetationsperiode, meist seitlich, neue Fruchttriebe hervor, und das wiederholt sich mehrere Jahre hindurch. Infolgedessen sieht man an älteren Stümpfen oft mehrere Etagen von Sproßresten übereinander. Am auffallendsten ist das bei Laurencia ceylanica (Fig. 751) und Rhodomela crassicaulis (Fig. 752), denen sich Rhodomela subfusca im Norden anschließt, wenn auch die alten Sprosse nicht bis auf den Grund zerstört werden (s. z. B. Kylin). Von jenen putzt die Brandung nach der Sporenreife alle längeren Teile weg

(Svedelius); es bleiben nur unansehnliche Stümpfe über, welche später wieder austreiben.

Bei Dumontia filiformis bleibt nach Reinke von den aufrechten Sprossen, die in der Ostsee im Mai-Juni fruchten und dann absterben, nur die Haftscheibe übrig, aus welcher dann später neue Sprosse hervorgehen, wie das Brebner schildert.



Fig. 751. *Laurencia ceylanica* n. Svedelius.

Berthold deutet ähnliche Dinge für manche Cryptonemiaceen an und aus Darbishires Angaben darf man entnehmen, daß bei Phyllophora nach Überwallung der alten Sproßstümpfe aus den Haftscheiben neue Sprosse hervorgehen können. Andere Algen dürften diesem Beispiel folgen.

Im Grunde kommt es auf das gleiche hinaus, wenn endophytische Algen mit Hilfe der die Wirtspflanze interzellular durchwuchernden Fäden perennieren. Sie streifen nach beendeter Fruchtzeit alles ab, was über den Wirt hervorschaut, und sind nun freilich für schlechte Zeiten so lange gesichert, als der erstere sie aushält, und der wird meistens so gewählt, daß er viel aushält. Ich erinnere in dieser Beziehung an Acrochaete parasitica, Ectocarpeen, Florideen usw., die wir in einem späteren Abschnitt behandeln.

Da die beweglichen und unbeweglichen Fortpflanzungszellen der Meeresalgen und der mit ihnen korrespondierenden Süßwasserformen sofort keimen, wie wir schon mehrfach erwähnten, bedürfen sie eines Schutzes nicht, nur gelegentlich wird ihnen ein solcher zuteil. Brand z. B. weist darauf hin, daß die Karposporen der Lemanea Trockenperioden der Bäche eine gewisse Zeit überstehen, solange sie noch in den borstenartigen Sprossen eingeschlossen sind. Die Zellen der „Borsten" bilden beim Eintrocknen eine schützende Decke über die Sporen. Letztere quillt bei reichlicher Wasserzufuhr und läßt nun die Karposporen frei.



Fig. 752. *Rhodomela crassicaulis* n. Svedelius.

Weshalb nun die Meeresalgen fast nur mit Hilfe von ganzen Sproßsystemen überwintern oder übersommern, während die Süßwasseralgen meistens derbwandige Dauerzellen irgendwelcher Art bilden, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen. Am nächsten liegt die Annahme, daß die relativ gleichmäßige Temperatur, welche in der See zu herrschen pflegt, die zwischen Winter und Sommer besonders in einiger Tiefe nicht übermäßig große

Wärmedifferenz, solche Erscheinungen gezeitigt hat. Dieser Vermutung entspricht es, daß die aus dem Meer mutmaßlich eingewanderten Bachflorideen solche Dauerstadien beibehalten konnten. Die Bäche nämlich haben meistens, dank der Erdwärme, in ihrem Oberlauf auch im Winter eine relativ hohe, im Sommer eine ziemlich niedere Temperatur, während das von stehenden kleinen Gewässern, welche die üblichen Chlorophyceen enthalten, kaum behauptet werden kann. Allein hieraus sind freilich die besprochenen Dinge wohl nicht erklärlich.

---

## Literatur.


Ackermann, K., Beiträge zur physikalischen Geographie der Ostsee. Hamburg 1883. 8°. 399 S.

—, Physische Geographie der Ostsee. 2. Aufl.

Agardh, J. G., Bidrag till kännedomen af Grönlands Laminarieer och Fucaceer. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1872. **10.**

Aitken, J., On the colour of the Mediterranean and other Waters. Proc. of the roy. Soc. of Edinburgh. 1881/82. **11**, 472 u. 637.

Allen, E. J., On the artificial culture of marine plankton organisms. Quarterl. journ. micr. sci. 1910. **55**, 361.

Allen, E. J., and Nelson, W. E., On the artificial culture of marine plankton organismes. Journ. marine biol. assoc. 1910. **8**. 422.

Amberg, O., Beiträge zur Biologie des Katzensees. Diss. Zürich 1900.

Ammann, Hans, Temporalvariationen einiger Planktonten in oberbayerischen Seen. I. 1910—1912. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde 1913. **8**, 289.

—, Physikalische und biologische Beobachtungen an oberbayerischen Seen. Diss. München 1912.

—, Die Geschichte einer Wasserblüte. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1917. **11**. 496.

Andersen, E. and Walker, E., An ecological study of the algae of some sandhill lakes. Transact. amer. micr. soc. 1920. **39**, 51.

Apstein, C., Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel u. Leipzig. 1896.

—, Plankton der rügenschen Gewässer. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1899.

—, Plankton in Nord- und Ostsee auf den deutschen Terminfahrten. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1906. N. F. **9.**

Archer, Algen und Rhizopoden aus heißen Quellen auf den Azoren. Quart. Journ. of micr. sc. 1874.

—, Notes on some collections made from Furnas Lake, Azores. Journ. of Linn. soc. Bot. **14.**

Areschoug, J. E., Lithoderma fluviatile Aresch. Acta regiae soc. scient. Upsaliens. 3. ser. **10**, 22.

Arndt, Walther, Reste der Eiszeitfauna in Gewässern der Mark Brandenburg. Sitz-Ber. d. Ges. naturf. Freunde. 1921. S. 159.

Artari, A., Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. I Pringsh. Jahrb. 1904. **40**, 593. II ebenda. 1906. **43**, 177. III ebenda. 1909. **46**. 443.

—, Zur Physiologie der Chlamydomonaden. I Jahrb. f. wiss. Bot. 1913. **52**, 410. II ebenda. 1914. **53**, 527.

Aufsess, O. v., Die Farbe der Seen. Annalen der Physik. 1904. 4. Folge. **13**, 678.

—, Die physikalischen Eigenschaften der Seen. Braunschweig 1905.

Ayres, A. H., The temperature coefficient of the duration of life of Ceramium tenuissimum. Bot. Gaz. 1916. **62**, 65.

Bachmann, Hans, Beitrag zur Kenntnis der Schwebeflora der Schweizer Seen. Biol. Zentralbl. 1901. **21**, 193.

—, Cyclotella bodanica (Eul.) var. lemanica O. Müller und ihre Auxosporenbildung. Pringsh. Jahrb. 1903. **39**, 106.

—, Das Phytoplankton des Süßwassers. Bot. Ztg. 1904. **62**, 80.

—, Vergleichende Studien über das Phytoplankton von Seen Schottlands und der Schweiz. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1907. **3**. 91.

Bajenoff, B. W., Sur la végétation des algues dans la mer Noire dans la baie de Sébastopol. Bull. de l'Acad. Imp. d. sc. d. St. Pétersbourg. 1909. 6. ser. **3**, 81.

Bally, W., Der obere Zürichsee. Beiträge zu einer Monographie. Diss. Zürich. 1907. Auch Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1897. **3**, 113.
Batalin, Fucus vesiculosus in der Newa. Arb. d. St. Petersbg. Ges. d. Naturf. 1884. **15**, 104. (Russ.) Justs bot. Jahresber. **13**[1], 381.
Baudin, L., Contribution à l'étude de la répartition verticale du plancton dans le Léman. Bull. soc. vaudoise sc. nat. 1919. S. 275.
Baumann, E., Die Vegetation des Untersees. Mitt. d. Thurgauer naturg. Ges. 1915. **21**. Größeres Werk darüber Zürich 1911.
—, Die Kalkalgenablagerungen im Untersee-Bodensee. Verh. Schweizer naturf. Ges. 96. Jahresvers. 1913 in Frauenfeld. Erschienen 1914. S. 207.
Beccari, O., Nelle foreste die Borneo. Viaggi e ricerche di un naturalista. Firenze. 1902. Ref. Bot. Zentralbl. **89**, 529.
Benecke, W., Giftwirkungen. In Lafars Handbuch der technischen Mykologie. 1904. **1**.
—, Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen auf Grund von Versuchen über die Zygotenbildung bei Spirogyra communis. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie. 1908. **1**, 533.
Berggren, S., Alger från Grönlands inlandis. Kgl. Vet. Akad. Förhandl. 1891. Nr. 2.
Bergon, P., Etudes sur la flore diatomique du Bassin d'Arcachon etc. Bull. de la soc. sc. d'Arcachon. Bordeaux. 1906. **6**, 39.
Bertel, R., Description d'un spectrographe sous-marin pour les recherches qualitatives de la lumière à différentes profondeurs de la mer. Ann. de l'Inst. Oceanographique Monaco. 1912. **6**.
Berthold, G., Bangiaceen des Golfs von Neapel. Fauna u. Flora des Golfs von Neapel. 1882. **8**.
—, Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitt. d. Zool. Stat. 1882. **3**, 431.
—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13**, 569.
Bethge, H., Das Plankton der Havel bei Potsdam. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1915. **10**, 193.
Boas, Beiträge zur Erkenntnis der Farbe des Wassers. Diss. Kiel. 1881.
Bohlin, Knut., Etude sur la flore algologique d'eau douce des Açores. Bih. til. kgl. Svensk. Akad. Handl. **27**[3]. Nr. 1.
Bokorny, Th., Toxikologische Notizen über einige Verbindungen des Tellur, Wolfram usw. Chem.-Ztg. 1894. **18**, 89.
—, Über das toxikologische Verhalten der Pikrinsäure und ihrer Salze, sowie einiger verwandter Stoffe. Das. 1896. **20**. 96.
—, Vergleichende Studien über die Giftwirkung verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1896. **64**, 262.
—, Die Grenze der wirksamen Verdünnung bei Algen und Pilzen. Biol. Zentralbl. 1897. **17**.
Boldt, R., Röd snö in finska Lappmarken. Bot. Notis. 1888. S. 233.
Bolochzew, Beobachtungen über das Phytoplankton der Wolga im Jahre 1902. Jahresber. d. biol. Wolgastation Ssaratow 1903. Ref. Bot. Zentralbl. 1904. **95**, 83.
Boresch, K., Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrates. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913. **52**, 145.
—, Ein neuer die Cyanophyceenfarbe bestimmender Faktor. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**. 286.
—, Die komplementäre chromatische Adaptation. Arch. f. Protistenkunde. 1921. **44**, 1.
—, Über die Pigmente der Alge Palmellococcus miniatus Chod. var. porphyrea. Wille. Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 288.
Borge, O., Algologiska Notiser. Zur Kenntnis der Verbreitungsweise der Algen.
—, Schwedisches Süßwasserplankton. Botaniska Notiser. 1900.
Börgesen, F., A contribution to the knowledge of the marine Alga-vegetation on the Coasts of the Danish Westindien Islands. Botanisk Tidsskrift. 1900. **23**.
—, The marine Algae of the Faeröes. Botany of the Faeröes. 1902. **2**.
—, The marine Algae of the Shetlands. Journ. of Bot. 1903.
—, The algae-vegatation of the Faeröes coasts. Botany of the Foeröes. 1905. **3**.
—, An ecological and systematic account of the Caulerpas of the Danish Westindies. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter. 7. Räkke. 1907. Naturwidensk. og math. Afd. IV. Nr. 5.
—, The algal vegetation of the lagoons in the Danish Westindies. Biol. Arbeyder tilegnede Eug. Warming. 1911.
—, The marine Algae of the Danish Westindies. Dansk. bot. Arkiv von 1913 an. Auch separ. Kopenhagen. 1913—1920.
Bornet et Flahault, Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques. Bull. de la soc. bot. de France. 1889. **36**.

Borscow, E., Über die durch den roten Lichtstrahl hervorgerufenen Veränderungen in den Chlorophyllbändern der Spirogyren. Mélanges biol. de St. Pétersbourg. 1867. **6**, 377.

Bouilhac, R., Influence de l'acide arsénique sur la végétation des Algues. Compt. rend. 1894. **119**, 929.

—, Recherches sur la végétation des quelques Algues d'eau douce. Das. **129**, 1104.

Brand, Über die Vegetationsverhältnisse des Würmsees. Bot. Zentralbl. 1896. **65**.

—, Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14**, 185.

Brandt, K., Über den Stoffwechsel im Meere. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. **6**. 1899. **4**. 1902.

Brannon, F. A., Factors influencing the Flora of Devils Lake, North Dakota. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911. **4**, 291.

Brehm, V., Entstehung des Potamoplanktons. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911. **4**, 311.

— u. Zederbauer, E., Beobachtungen über das Plankton in den Seen der Ostalpen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1906. **1**, 469.

Bristol, B. M., On the Alga-flora of some desiccated English soils: An important factor in soil-biology. Ann. of Bot. 1920. **34**, 35.

Brockmann, Chr., Über das Verhalten der Planktondiatomeen des Meeres bei Herabsetzung der Konzentration usw. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1906. **8**, 1.

Brönsted, J. N. und Wesenberg-Lund, C., Chemisch-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1911. **4**, 251.

Brown, Harry B., Algal periodicity in certain ponds and streams. Bull. Torr. Bot. Club. 1908. **35**, 223.

Brown, L. B., Experiments with marine algae in fresh water. Puget Sound Marine Stat. Public. 1915. **1**, 31.

Brun, Eau rouge du lac de Neufchatel. Arch. sc. phys. et nat. Genève. 1880. **3**, 337.

Brunnthaler, J., Das Phytoplankton des Donaustromes bei Wien. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. 1900. **50**.

—, Zur Phylogenie der Algen. Biol. Zentralbl. 1911. **31**, 225.

Bruns, E., Beiträge zur Anatomie einiger Florideen. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12**, 178.

Brutschy, A., Monographische Studien am Zuger See. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1912. **8**, 43.

Buchheim, A., Der Einfluß des Außenmediums auf den Turgordruck einiger Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 403. Diss. Bern. 1915.

Bütschli, O., Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. **1**.

Bunsen und Roscoe, Poggendorffs Annalen. **101**, 237.

Mc Caughey, Vaughan, Algae of the Hawaian Archipelago. Bot Gaz. 1918. **65**, 42.

Chalon, J., Note sur une Form tres réduite du Fucus limitaneus. Bull. soc. r. de Bot. de Belgique. 1904. **42**, 93.

Chambers, C. O., The relation of Algae to dissolved Oxygen and Carbon-Dioxyde etc. Report Mo. bot. Gard. 1912. **23**, 171.

Chodat, R., Sur la flore des neiges du col des Ecandies. (Massif du Mont-Blanc.) Bull. Herb. Boiss. 1896. **4**.

—, Sur deux algues perforantes de l'Ile de Man. Das. 1897. **5**, 712.

—, Nouvelles recherches sur la flore pélagique. Arch. des sc. phys. et nat. Genève. 1897.

—, Etudes de biologie lacustre. Bull. d. l'herb. Boiss. 1897. **5**, 289. 1898. **6**, 49.

—, Sur quelques caractères épharmoniques dans les algues épiphylles. Bull. de l'Herb. Boiss. 1898. **6**, 630.

—, Algues vertes de la Suisse. Bern. 1902.

—, Sur la neige verte du glacier d'Argentières. Bull. soc. bot. de Genève. 1909. **1**, 294.

Cleve, P. T., Treatise on the Phytoplankton of the Atlantic and its tributaries, and on the periodical changes of the Plankton of Skagerrak. Upsala. 1897.

—, Planktonundersökningar. Redog for de Sv. Hydrogr. Unders. Aren. 1893—94.

—, The seasonal distribution of atlantic Plancton Organisms. Göteborgs Kungl. Vetensk. och Vitterhets-Samhölles Handl. 1901.

Cleve, Ekman u. Pettersson, Les variations annuelles de l'eau de surface de l'Océan Atlantique. Göteborg. 1901.

Cleve-Euler, A., Das Bacillariaceen-Plankton in Gewässern bei Stockholm. II. Zur Morphologie und Biologie einer pleomorphen Melosira. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1912. **7**, 119 u. 230.

—, Das Bacillariaceen-Plankton in Gewässern bei Stockholm. III. Über Gemeinden des schwach salzigen Wassers und eine neue Charakterart derselben. Ebenda. 1912. **7**, 500.

Cleve and Pettersson, Hydrographical researches in the Skagerak and Baltic. Svenska Hydrographic.-biol. Commiss. Skrifter. 1912. **1.**
Cohn, F., Haematococcus pluvialis. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1881. S. 318.
—, Grönländische Thermalalgen. Schles. Ges. 1886. S. 196.
Collins, J. S., The Algae of Jamaica. Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences. 1901. **37.**
Collins, Frank S., Drifting Algae. Rhodora. 1914. **16.**
Combes, R., Influence de l'éclairement sur le développement des Algues. Bull. soc. bot. France. 1912. **59**, 350.
Comère, J., De l'influence de la composition chimique du milieu sur la vegetation de quelques algues Chlorophycées. Bull. soc. bot. de France. 1905. **52**, 221.
—, Observations sur la périodicité du développement de la flore algologique dans la région toulousaine. Bull. soc. bot. de France. 1906. **53**, 390.
—, De l'évolution périodique des Algues d'eau douce dans les formations passagères. Bull. soc. bot. de France. 1910. **57**, 558.
—, De l'action du milieu considérée dans ses rapports avec la distribution générale des algues d'eau douce. Bull. de la soc. bot. de France. 1913. **16**. 1. Mém. 25.
Cooke, Some fresh water Algae. Grevillea. 1882. **11**, 75.
Copeland, Periodicity in Spirogyra. Bot. Gaz. 1909. **47**, 9.
Cori, J. Carl, Über die Meeresverschleimung im Golf von Triest. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1906. **1**, 385.
— und Steuer, A., Beobachtungen über das Plankton des Triester Golfes in den Jahren 1899 und 1900. Zool. Anz. 1901. **24**, 111.
Cornu, Fähigkeit der Algen, der Kälte zu widerstehen. Bull. de la soc. de bot. France. 1878. S. 79.
Cotton, A. D., Marine Algae. Clare Island Survey. 15. Proceed. roy. irish Acad. 1912. **31.**
Cramer, C., Über Caloglossa Leprieurii J. G. Ag. Festschr. z. Feier des 50jähr. Doktorjubiläums von Nägeli u. Kölliker. Zürich 1891.
Danforth, C. H., Periodicity in Spirogyra, with special reference to the work of Benecke. Rept. Missouri Bot. Gard. 1910. **21**, 49.
Dangeard, P. A., Sur les conditions de l'assimilation chlorophyllienne chez les Cyanophycees Compt. rend. 1911. **152**, 967.
—, Sur l'adaptation complémentaire chez les végétaux. Ebenda. 1911. **153**, 293.
— et Moreau, Note sur l'absorption de la lumière par l'eau. Bull. de la soc. bot. de France. 1912. **59**, 524.
Darwin, Ch., Reise eines Naturforschers um die Erde. Übers. von Carus. 1875.
Davis, Bradley Moore, General Characteristics of the Algal Vegetation of Buzzard Bay and Vineyard Sound in the Vicinity of Woods Hole. Bull. of the Bureau of Fisheries. Washington. 1911. **31**, 444.
Déglon, A., Contribution à la flore paludéenne des environs d'Yverdon. Flore algologique. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. 1921. **53**, 23.
Deichmann, H. och Rosenvinge, K., Om Isfod og Tangrand ved Grönlands Kyster. Botanisk Tidsskrift. 1907. **28**, 171.
Denis, Marcel, L'optimum lumineux pour le développement du Stichococcus bacillaris. Rev. Gén. Bot. 1920. **32**, 72.
—, Une fleur d'eau sur la Mayenne. Bull. d. Mayenne-Sciences. 1921.
Desroche, P., Influence de la température sur les zoospores de Chlamydomonas. Compt. rend. 1912. **145**, 1244.
—, Action du gel sur les cellules végétales. Compt. rend. soc. biol. 1912. **72**, 748.
Devaux, De l'absorption des poisons métalliques très dilués par les cellules végétales. Compt. rend. 1900. **132**, 717.
Diels, L., Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 502.
Dittmar, W., Report on researches into the composition of Ocean-Water collected by H. M. S. „Challenger". Report of the scientific results of the voyage of Challenger 1873—76. Phys. u. Chem. I. 1884.
Drechsel, C. F., Mémoire sur les travaux du conseil permanent international pour l'exploration de la mer pendant les années 1902—1912. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Kopenhagen. 1913.
Drews, Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. Arch. d. Freunde d. Naturgesch. Mecklenburgs. 1896. Diss. Rostock. 1896.
Driver, H., Das Ostseeplankton der vier deutschen Terminfahrten im Jahre 1905. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1908. N. F. **10**, 109.
Duggar, B. M., The Relation of certain marine algae to various salt solutions. Transact. of the acad. of sc. of St. Louis. 1906. **16**, 473.

Ekman, Sven, Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnenseen. Int. Revue d. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1912. **5**, 540. 1917/20. S. 321.
—, Allgemeine Bemerkungen über die Tiefenfauna der Binnenseen. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1917. S. 113.
Elenkin, A. A., Über die thermophilen Algenformationen. Russ. m. deutsch. Rés. Bull. jard. imp. de Pierre le Grand. 1914. **14**, 62.
Elmore, C. J., Changing diatoms of Devils Lake. Bot. Gaz. 1918. **65**, 186.
Engelmann, Th. W., Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen von Oscillatorien. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin 1902/03.
—, Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. 1883. **41**, 1.
Entz, Géza, Beiträge zur Kenntnis des Planktons des Balatonsees. Resultate d. wiss. Erforschung d. Balatonsees. 1906. **2**, 1.
Ernst, A., Siphoneen-Studien IV. Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. Flora. 1904. **93**.
—, Beitr. zur Morphologie und Physiologie von Pitophora. Ann. d. Buitenzorg. 1908. 2. sér. **7**, 18.
Eschenhagen, Fr., Einfluß der Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum der Schimmelpilze. Diss. Leipzig. 1889.
Ewald, F. W., Über eine Methode zur Messung des Lichtes in Wasser. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910/11. **3**, 67.
Ewart, A. J., The action of cold and of sunlight upon aquatic plants. Ann. of bot. 1898. **12**, 363.
Faber, F. C. von, Über die Organisation und Entwicklung der irisierenden Körper der Florideen. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5**, 801.
Fabre-Domergue, Une invasion d'Algues méridionales (Colpomenia sinuosa) sur les huitres de la rivière des Vannes. Compt. rend. **142**, 1223.
Falkenberg, P., Rhodomelaceen des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes. 26. Monographie. Berlin. 1901.
Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. Mélanges biologiques tirés du bull. de l'acad. de St. Pétersbourg. 1867. **6**, 277.
—, Die anorganischen Salze als Hilfsmittel zum Studium niederer Organismen. Das. 1871. **7**, 226. Vorl. Mitt. Bot. Ztg. 1871. S. 781.
—, Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Pringsh. Jahrb. **6**, 1.
Farlow, W. J., Marine Algae of New England and adjacent Coasts. Report of U. S. Fish Commission for 1879. Washington. 1881.
Fischer, Alfr., Untersuchungen über Bakterien. Pringsh. Jahrb. 1894. **27**, 1.
Fitting, H., Untersuchungen über isoton. Koeffizienten usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **57**, 553.
Flahault, Sur le Lithoderma fontanum Fl., Algue phéosporée d'eau douce. Bull. de la soc. bot. de France. 1883. **30**, 106.
Forel, F. A., Le Leman. Lausanne. 1895.
— F. A., Transparenz und Farbe des Bodenseewassers. Bodenseeforschungen V. Schriften des Vereins z. Gesch. des Bodensees. 1893.
—, La Faune profonde des lacs suisses. Neue Denkschr. d. schweiz. Naturf.-Ges. 1885. **29**.
Forti, A., Zahlreiche Mitteilungen über Diatomeen usw. seit 1896. In: Nuova Notarisia; Boll. della soc. bot. Ital.; Atti del R. Ist. Veneto; Nuovo Giorn. bot. Italian.
—, Alcune osservazioni sul mare „sporco" usw. Nuovo giorn. bot. Ital. 1906. **13**, 357.
Foslie, Laminarien Norwegens. Forhandl. i. Vidensk. Selsk. i. Christiania. 1884.
—, A Visit to Roundstone in April. The Irish Naturalist. 1899. **8**, 175.
Francé, R. H., Das Edaphon. Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen. München. 1913.
Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Ztg. 1904. **62**.
Fraude, H., Grund- und Planktonalgen der Ostsee. Geograph. Ges. Greifswald. **10**.
Fritsch, F. E., Algological notes. IV. Remarks on the periodical development of the Algae in the artificial waters at Kew. Ann. of bot. 1903. **17**, 274.
—, Problems in aquatic biology with special reference to the study of algal periodicity. New. Phytologist. 1906. **5**, 149.
—, The Subaërial and Freshwater Algal Flora of the Tropics. Ann. of. Bot. 1907. **21**, 235.
—, The rôle of algal growth in the colonisation of new ground and in the determination of scenery. The geographical Journal. 1907. S. 531.
—, A General Consideration of the Subaërial and Freshwater Algal Flora of Ceylon. A Contribution to the Study of Tropical Algal Ecology. Part I. — Subaërial Algae and Algae of the Inland Fresh-waters. Proc. Royal Soc. London Bot. 1907. **79**, 197.

Fritsch, F. E., The morphology and ecology of an extreme terrestrial form of Zygnema (Zygogonium) ericetorum (Kuetz.) Hansg. Ann. of Bot. 1916. **30**, 135.
—, The Moisture Relations of Terrestrial Algae. I. Some General Observations and Experiments. Ann. of Bot. 1922. **36**, 1.
— and Rich, Florence, Studies of the occurrence and reproduction of British Freshwater Algae in Nature. I. Preliminary observations in Spirogyra. Ann. of Bot. 1907. **21**.
— —, Biology and Ecology of the algal Flora of Abbots pool near Bristol. Proceed. Bristol nat. soc. 1909. 2², 27.
— —, Studies on the occurrence and reproduction of british freshwater Algae in nature III. Ann. Biol. lacustre. 1913. **6**, 33.
Frye, T. C., Nereocystis Lütkeana. Bot. Gaz. 1906. **42**, 143.
Fuchs, Pelagische Flora und Fauna. Verh. d. k. k. geol. Reichsanstalt. 1882. S. 49.
Fuhrmann, O., Beitrag zur Biologie des Neuenburger Sees. Biol. Zentralbl. 1900. **20**, 85.
Gaidukow, N., Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung von Oscillarineen. Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1902.
—, Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 484.
—, Die Farbenveränderungen bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaptation. Das. **21**, 517.
—, Die Farbe der Algen und des Wassers. Hedwigia 1903. **43**, 96.
—, Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Scripta bot. horti Petrop. 1903. **22**. Résumé der früheren Arb.
—, Zur Farbenanalyse der Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **24**, 23.
—, Die komplementäre chromatische Adaptation bei Porphyra und Phormidium. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. **24**, 1.
Gail, F. W., Some experiments with Fucus to determine the factors controlling its vertical distribution. Publ. Puget Sound Biol. Stat. 1918. **2**, 139.
Gain, L., La neige verte et la neige rouge des régions antarctiques. Bull. Mus. d'hist. nat. Paris. 1911. **6**, 3.
Gautier, A., Localisation de l'arsenic normal dans quelques organes des animaux et des plantes. Compt. rend. 1902. **135**, 833.
Geitler, L., Die Mikrophyten-Biocoenose der Fontinalis-Bestände des Lunzer Untersees und ihre Abhängigkeit vom Licht. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1922. **10**, 681.
Gistl, R., Beiträge zur Kenntnis der Desmidiazeenflora der bayerischen Hochmoore. Diss. München. 1914.
Gobi, Ch., Kurzer Bericht über algologische Exkursionen. Arb. d. St. Petersb. Ges. d. Naturf. 1879. **10**.
—, Die Rottange des finnischen Meerbusens. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. 1874. 7. sér. **21**.
—, Die Brauntange des finnischen Meerbusens. Das. 1878. 7. sér. **24**.
—, Die Algenflora des Weißen Meeres und der demselben zunächst liegenden Teile des nördlichen Eismeeres. Das. 1878. 7. sér. **26**, 1.
Goebel, K., Über einige Süßwasserflorideen aus Britisch-Guyana. Flora. 1896. **83**, 436.
—, Eine Süßwasserfloridee aus Südamerika. Das. 1898. **85**, 65.
—, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. 6. Wasserpflanzen.
Golenkin, M., Algologische Notizen. Bull. de la soc. imp. des nat. de Moscou. 1894. Nouv. sér. **8**, 257.
Gomont, M., Sur la végétation de quelques sources d'eau douce sous-marines de la Seine-Inférieure. Compt. rend. 1904. **138**, 221. Bull. soc. bot. de France. 1904. **51**, 36.
—, Monographie des Oscillariées. Ann. sc. nat. Bot. 7. sér. **15** u. **16**.
—, Les Algues marines de la Lorraine. Bull. soc. bot. de France. 1908. **55**, 29.
Göppert, Einwirkung des Frostes auf die Gewächse. Bot. Ztg. 1875. **33**, 609.
Gran, H. H., Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Planktons. Fauna arctica. **3**, 511.
—, Diatomaceae of the ice-floes and Plankton of the arctic Ocean. The norwegian North Polar Expedition 1893/96. Nr. 11.
—, Diatomaceae, Silicoflagellata and Cilioflagellata. The Norwegian North-Atlantic Exped. Botany. Christiania. 1897.
—, Über die Verbreitung einiger wichtiger Planktonformen im Nordmeere. Petermanns Mitt. 1901. **47**, 79.
—, Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. on Norwegian fishery- and marine-investigations. 1902. **2**. Nr. 5.
—, Die Diatomeen der arktischen Meere. Fauna arctica 1904. **3**.

Gran, H. H., The plankton production in the North European waters in the spring of 1912. Bull. planktonique pour l'année 1912. 1915.
—, Kulturforsök med planktonalger. Forhandl. ved 16. skand. Naturforskermöte. 1916.
—, Plankton. Handwörterb. d. Naturwiss. **7**, 929.
—, Hjort, J., Nordgaard, O., Report on norwegian marine-investigations 1895/97. Bergens Museum 1899.
— —, Bemerkungen über das Plankton des arktischen Meeres. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 132.
— —, Hydrographic-biological studies of the north Atlantic Ocean and the Coast of Nordland. Rep. on Norwegian fishery and marine-investigations. 1900. **1**. Nr. 5.
Griffiths, B. Millard, The Algae of Stanklin Pool, Worcestershire; an account of their distribution and periodicity. Proceedings of the Birmingham Natural History and Philosophical Soc. 1912. **12**.
Grigg, Kelps and Recapitation Theory. American Naturalist. 1909. **43**, 5.
Häckel, E., Planktonstudien. Jena 1890.
Hagen, O., Beobachtungen über die Gattung Urospora. Nyt. Magazin f. Naturvidenskab. 1908. **46**.
Hansen, Ad., Über Stoffbildung bei Meeresalgen. Mitt. d. zool. Station zu Neapel. 1893. **11**, 255.
Hansen-Ostenfeld, C., De danske farvandes plankton (D. kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Nat.-math. Afd. 1916. 8. Raekke, II. 2. S. 369.
Hansgirg, Beiträge zur Kenntnis der böhmischen Thermalalgenflora. Österr. bot. Zeitschr. 1884. **34**, 276.
Harder, Richard, Lichtintensität und „chromatische Adaptation" bei den Cyanophyceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1922. **40**, 26.
—, Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge usw. Zeitschr. f. Bot. 1923. **15**, 305.
Hariot, P., Flore algologique de la Hougue et de Tatihou. Ann. de l'Institut océanographique. 1912.
Harper, R. A., The organisation of certain coenobic plants. Bull. Univ. of Wisconsin. 1908. Nr. 207.
Hayren, Ernst, Über den Saprophytismus einiger Enteromorpha-Formen. Medd. af Soc. pro Fauna et Flora Fennica. 1910.
Heilbronn, A., Über die experimentelle Beeinflußbarkeit von Farbe und Form bei Sphaerococcus coronopifolius. Ann. Inst. océanogr. 1912. **5**.
Helland-Hansen, Physical Oceanography. In Murray and Hjort, the deapths of the ocean. 1912.
Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons usw. Ber. d. Komm. z. Erf. d. deutschen Meere. 1887. **5**.
—, Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner. Übersicht der Resultate der quantitativen Untersuchungen. Ergebn. d. Plankton-Exped. 1911. **5**, 406.
Hentschel, Ernst, Über den Bewuchs auf den treibenden Tangen der Sargassosee. Beih. z. Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst. 1921. **38**.
Herdman, W. A., Summary of results of continuous investigation of the plankton of the Irish Sea during fifteen years. Journ. Linn. Soc. Bot. 1922. **46**, 141.
Heurck, H. v., Prodrome de la flore des algues marines des îles Anglo-Normandes etc. Jersey 1908.
Hieronymus, G., Über Stephanosphaera pluvialis usw. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1884. **4**, 52.
Hjort, J. and Gran, H. H., Hydrographic.-biol. Investigations of the Skagerrak and the Christiania Fjord. The Norw. North Polarexpedition 1893/96. Scientific results. 1900. **1**. Nr. 2.
Hodgetts, W. J., A Study of some of the Factors controlling the periodicity of Freshwater Algae in nature. New Phytologist. 1921/22. **20** u. **21**.
Honigmann, Hans L., Neuere Untersuchungen über Chaetoceras Zachariasi Hgm. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1914. **9**, 415.
Howe, M. A., Some Midwinter Algae of Long Island Sound. Torreya. 1914. **14**.
—, Some plants from tropical sea gardens. Natural History. 1920. **20**, 560.
Huber, G., Monographische Studien im Gebiete der Montiggler Seen usw. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1906. **1**, 1 u. 123.
—, Formanomalien bei Ceratium hirundinella O. F. Müller. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1914. **9**.
—, Formanomalien bei Ceratium hirundinella O. F. Müller. Verh. d. Schweiz. naturf. Ges. II. Teil. 1914. S. 191.
—, Ein speziesreines Desmidieenplankton in einem Hochgebirgsee. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1922. **13**, 472.

Huber, G., u. Nipkow, F., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von Ceratium hirundinella O. F. Müller. Zeitschr. f. Bot. 1922. **14**, 341.
—, Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von Ceratium hirundinella O. F. Müller. Flora 1923. **116**, 114.
Huber-Pestalozzi, G., Über Bruchdreifachbildung bei einem einzelligen Organismus. (Ceratium hirundinella O. F. Müller.) Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. 1922. **52**, 276.
Hüfner, G., Über die Farbe des Wassers. Archiv für Physiologie. Physiol. Abteil. des Archives für Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1891.
— u. Albrecht, Annalen der Physik und Chemie. 1891. **42**, 1.
Huitfeld-Kaas, H., Plankton in norwegischen Binnenseen. Biol. Zentralbl. 1898. **18**. 17.
Hurd, A. M., Factors influencing the growth on distribution of Nereocystis Lütkeana. Puget Sound marine Stat. publ. 1916. **1**, 185.
—, The relation between the osmotic pressure of Nereocystis and the salinity of the water. Public. Puget Sound Biol. Stat. 1918—1920. **2**, 183.
Hylmö, Studien über die marinen Grünalgen der Gegend von Malmö. Arkiv för Botanik. 1916. **14**.
Israel u. Klingmann, Oligodynamische Erscheinungen an pflanzlichen und tierischen Zellen. Virchows Archiv f. pathol. Anat. 1897. **147**, 143.
Iwanoff, L., Über neue Arten von Algen und Flagellaten (Stigeoclonium usw.), welche an der biol. Station zu Bologoje gefunden worden sind. Bull. de la soc. des natural. de Moscou. 1899. Nr. 4.
Jacobsen, O., Chem. Unters. in: „Ergebnisse der Untersuchungsfahrten S. M. Kabt. ‚Drache‘ in der Nordsee“.
Janse, J. M., Plasmolytische Versuche an Algen. Bot. Zentralbl. 1887. **32**, 21.
—, Die Bewegungen des Protoplasma von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21**. 163.
Johansen, A. C., Randers Fjords Naturhistorie. Kopenhagen 1918.
Johnson and York, The relation of plants to tide levels. Washington 1915. Carnegie Institution.
Jolis, le, Liste des Algues marines de Cherbourg. 2. éd. Paris 1880.
Jónsson, Helgi, Om Algevegetation ved Islands Kyster. Diss. Upsala. 1910.
—, Nogle Bemaerkninger om Rhodochorton islandicum og dens Voxested paa Vestmannaeyjar. Biol. Arbejder tilegn. Eug. Warming. København. 1911. S. 119.
—, The marine algal vegetation. The botany of Iceland I. 1912.
Jörgensen, E., Die Ceratien. Eine kurze Monographie der Gattung Ceratium Schrank. Leipzig. 1911.
Karsten, Gust., Über die bisherigen Ergebnisse und über die ferneren Aufgaben zur Physik der deutschen Meere. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1896. N. F. **1**. 147.
—, George, Delesseria amboinensis. Eine Süßwasserfloridee. Bot. Ztg. 1891. **49**, 265.
—, Über farblose Diatomeen. Flora. 1901. **89**, 251.
Kayser, W., Beiträge zur Kenntnis der Hydrographie und Biologie des Steinhudermeeres. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1915. **10**. 257.
Kjellman, F. R., Végétation hivernale des Algues à Mosselbay (Spitzberge) d'après les observations faites pend. l'expéd. suéd. en 1872/73. Compt. rend. **80**. 474. Bot. Ztg. 1875. **33**, 770. Kraus, Bemerkungen dazu. Das. S. 771.
—, Über das Pflanzenleben während des Winters im Meere an der Westküste von Schweden. Bot. Zentralbl. 1886. **26**. 126.
—, Om Spetsbergens marina klorofyllførande Thallophyter. K. Sv. Vet. Akad. Handlingar. 1877. **3**. Nr. 7.
—, Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch. Nova acta reg. soc. sc. Upsal. Jubelband. 1877.
—, Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerak. Bihang till. kgl. svenska Vetenskaps Academiens Forhandlingar. 1878. **5**. Nr. 6.
—, Japanska Arter af Slägtet Porphyra. Kgl. Vetensk. Akad. Handl. Bihang. 1897. **23**. Afd. 3. Nr. 4.
—, Om främmande Alger ilanddrifna vid Sveriges västkust. Arkiv för Botanik. 1906. **5**. Nr. 15.
Klausener, C., Die Blutseen der Hochalpen. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1908. **1**. 359.
Klebahn, H., Beobachtungen über Pleurocladia lacustris. A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13**. 93.
—, Neue Untersuchungen über die Gasvakuolen. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1922. **61**, 536. Literatur.

KLEBS, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2**, 489.
—, Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. **2**, 340.
—, Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum. Bot. Ztg. 1891. **49**, 813.
—, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
KLEEN, E., Om Nordlandens högre Hafsalger. Kgl. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1874. Öfversigt Nr. 9.
KLEMM, JOHANNES, Beiträge zu einer Algenflora der Umgegend von Greifswald. Diss. Greifswald. 1914.
KNIEP, HANS, Über das spezifische Gewicht von Fucus vesiculosus. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 86.
—, Beiträge zur Keimungsphysiologie und Biologie von Fucus. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. **44**, 635.
KNUDSEN, M., og OSTENFELD, C., Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur, Saltholdighed og Plankton paa islandske og grønlandske Skibsrouter i 1898. Kjøbenhavn 1898.
KOFOID, C. A. in Univers. Californ. Publ. Zool. 1906. **3**.
—, Significance of Ceratium of asymmetry of the Dinoflagellates. Proceed. of the seventh. Int. Congress Boston Meeting. 1907. (1910).
—, The Plankton of Illinois River usw. Bull. Illinois stat. Laboratory of nat. History. 1903. **6**. 1908. **8**.
—, Mutations in Ceratium. Bull. of the museum of comp. zoology at Harvard College. 1909. **52**, 213.
KOHL, F. G., Die assimilatorische Energie des blauen Lichtes. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 361.
KOLKWITZ, R., Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von Spirogyra. SCHWENDENER-Festschrift. 1899.
—, Beiträge zur Biologie der Florideen. Wiss. Meeresunters. 1900. N. F. **4**. Abt. Helgoland.
—, Elbe, Hydrobiologie u. Zellstoffindustrie. Wochenbl. f. Papierfabrikation. 1908. **38**.
—, Die Farbe der Seen und Meere. Deutsche Vierteljahrsschr. f. öffentl. Gesundheitspflege. 1910. **42**.
—, Plankton und Seston. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**, 334.
—, Über die Ursachen der Planktonentwicklung im Lietzensee. Ber. d. d. bot. Ges. 1914 (1915). **32**. 639.
—, Über Wasserblüten. Bot. Jahrb. (Engl.). 1914. **50**, 349.
KOTTE, H., Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wiss. Meeresunters. N. F. **17**. Abt. Kiel.
KRAEFFT, FRITZ, Über das Plankton in Ost- und Nordsee und den Verbindungsgebieten, mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. 1910. **11**, 31.
KRAMER, O., Beiträge zu einer Algenflora der Umgegend von Greifswald. Diss. Greifswald. 1919.
KRASKOWITZ, G., Über norwegische Algenvegetation. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. 1904. **54**.
KRAUSE, F., Studien über Formveränderungen von Ceratium hirundinella als Anpassungserscheinung an die Schwebefähigkeit. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. Biol. Suppl. 1911. **4**. 3. Ser.
KRAUSS s. KJELLMAN.
KROK, Bidrag till Kännedomen om Algfloran i inure Osetersjön och Bottniska viken. Kgl. Sv. Vet. Ak. Forhandl. Ofversigt. 1870.
KRÜMMEL, O., Bemerkungen über die Durchsichtigkeit des Meerwassers. Ann. d. Hydrographie u. maritimen Metereologie. 1889. **17**, 62.
—, Bestimmung des spezifischen Gewichtes des Seewassers an Bord. Ann. d. Hydrographie u. maritimen Metereologie. 1890. **18**.
—, Die nordatlantische Sargassosee. Peterm. Mitt. 1891. **37**, 129.
—, Untersuchungen über die Farbe des Meeres. Ergebnisse der Plankton-Expedition. Geophysikal. Beobachtungen. 1893. **1c**. 89.
KUBART, BR., Beobachtungen an Chantransia chalybaea Fries. Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. 1909. **46**. 26.
KUCKUCK, P., Über marine Vegetationsbilder. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 441.
—, Neue Untersuchungen über Nemoderma. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1904. **5**.

Kuckuck, P., Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. IV. Über zwei höhlenbewohnende Phaeosporeen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **2.**

Kufferath, H., Contribution à la physiologie d'une Protococcacée nouvelle, Chlorella luteo-viridis Chodat. Recueil de l'institut botanique Léo Erréra. 1913. **9,** 113.

Kylin, Harald, Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Diss. Upsala. 1907.

—, Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. Arkiv för Botanik. 1910. **10.**

—, Über die Blasenzellen einiger Florideen und ihre Beziehung zur Abspaltung von Jod. Arkif för Botanik. 1915. **14.**

—, Über Spermothamnion roseolum (Pg.). Pringsh. und Trailliella intricata Batters. Botaniska Notiser. 1916. S. 83.

—, Über die Kälteresistenz der Meeresalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35,** 370.

—, Über die Keimung der Florideensporen. Arkiv för Botanik. 1917. **14.**

Lagerheim, G. v., Bidrag till kännedomen om snöfloran i Luleå Lappmark. Botaniska Notiser. 1883. S. 230.

—, Die Schneeflora des Pinchincha. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **12,** 517.

—, Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens. N. Notarisia. 1894. S. 650.

—, Über Phaeocystis Poucheti. Eine Plankton-Flagellate. Sv. Vetensk. Akad. Öfvers. 1896. S. 277.

Lakowitz, Die Vegetation der Ostsee im allgemeinen und die Algen der Danziger Bucht im speziellen. Schriften der narurf. Ges. in Danzig. 1887. N. F. **7,** 1.

—, Vegetation der Danziger Bucht. Festgabe d. Westpr. Fischereivereins f. d. Teil. nehmer des III. deutschen Fischereitages in Danzig. 1890.

—, Die winterliche Mikrofauna und Mikroflora des Klostersees bei Karthaus, Wpr. — Die niedersten Pflanzen- und Tierformen des Klostersees. Schriften der naturf. Ges. in Danzig. 1900. N. F. **10.**

—, Die Algenflora der Danziger Bucht. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ostseeflora. Herausg. vom Westpr. Bot.-Zool. Ver. Danzig. 1907.

Lämmermeyer, Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1911. **87,** 340.

Lauterborn, R., Über die Periodizität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheins und seiner Altwässer. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1893. N. F. **5,** 103.

—, Über das Vorkommen der Diatomeen-Gattungen Attheya u. Rhizosolenia in den Altwässern des Oberrheins. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14,** 11. Literatur.

—, Der Formenkreis von Anuraea cochlearis. I. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1900. N. F. **6,** 412. II. Ebenda. 1903. **7,** 529.

—, Die Vegetation des Oberrheins. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1910. N. F. **10,** 449.

—, Süßwasserfauna. Handw. d. Naturwiss. 1913. **9,** 861.

—, Die Kalksinterbildungen an den unterseeischen Felsen des Bodensees und ihre Biologie. Mitt. d. Landesvereins f. Naturkunde usw. in Freiburg i. Br. 1922. N. F. **1.**

Lantsch, Kurt, Studien über das Nannoplankton des Zugersees und seine Beziehungen zum Zooplankton. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1914. **108,** 631.

Lechmere, A. E. Eine epiphyllische Ulothrix. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1915. **13,** 30.

Leder, Heribert, Notiz über einen Blutsee. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1914. **7,** 131.

—, Einige Beobachtungen über das Winterplankton im Triester Golf (1914). Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1917. **8,** 1.

Lemaire, A., Les Diatomées des eaux salées de Lorraine. Le Diatomiste. 1894. **2.**

Lemmermann, E., Resultate einer biologischen Untersuchung von Forellenteichen. Forsch.-Ber. a. d. Biol. Stat. Plön. 1897. **5,** 67, sowie 1898, **6** usw.

—, Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. XV. Das Phytoplankton einiger Plöner Seen. Plöner Forschungsberichte. 1903. **10.**

—, Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18,** 135. 1904. **22,** 17 usw.

—, Vorkommen von Süßwasserformen im Phytoplankton des Meeres. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1906. **1,** 409.

—, Das Plankton des Yang-tse-kiang (China). (H. Schauinsland, Reise 1906.) Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1907. **2,** 534.

—, Das Phytoplankton des Menam. Hedwigia. 1908. **48,** 126.

Lemoine, Mme P., Le rôle des Algues dans la formation des depôts calcaires. Rev. gen. des sc. 1911. **22.** Nr. 6.

LEMOINE, MME P., Quelques expériences sur la croissance des algues marines à Roscoff. Bull. inst. océanographique. 1913. Nr. 277.
LEWIS, J. F., The seasonal life-cycle of some red algae at Woods Hole. Plant World. 1914. **17**, 31.
LINDEMANN, E., Studien zur Biologie der Teichgewässer. Diss. Breslau. 1915.
—, Peridinium Güstrowiense n. sp. und seine Variationsformen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1916. **11**, 490.
LINSBAUER, L., Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitz-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl. 1905. **114**.
LIST, TH., Hat der künstliche Wechsel der natürlichen Umgebung einen formverändernden Einfluß auf die Ausbildung der Hörner von Ceratium hirundinella? Arch. f. Entwicklungsmechanik. 1914. **39**, 375.
—, Über die Temporal- und Lokalvariation von Ceratium hirundinella O. F. Müller aus dem Plankton einiger Teiche in der Umgegend von Darmstadt und einiger Kolke des Altrheins bei Erfelden. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1914. **9**, 81.
—, Das Plankton einiger Kolke des Altrheins bei Erfelden und ein Vergleich des Kolkplanktons mit dem einiger Teiche in der Umgebung von Darmstadt. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1920. **12**, 759.
LOEW, O., Sind Arsenverbindungen Gift für pflanzliches Protoplasma? PFLÜGERS Archiv. 1883. **32**, 111.
—, Über Giftwirkungen. Das. 1887. **40**, 437.
—, Giftwirkung des destillierten Wassers. Landw. Jahrb. 1891. **20**, 235.
—, Wirkung des stickstoffwasserstoffsauren Natriums auf Pflanzenzellen. Sitz.-Ber. d. bot. Ver. München. Bot. Zentralbl. 1891. **48**, 250.
—, Über die physiologischen Funktionen der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. Flora. 1892. **75**, 374.
—, Natürliches System der Giftwirkungen. München. 1893.
—, The physiological action of amidosulphonic acid. Journ. of the Coll. of sc. Imp. Univ. Tokyo. Japan. 1896. **11**, 273.
—, Bemerkung über die Giftwirkung von Phenolen. Bot. Zentralbl. 1899. **77**, 259.
LÖWENSTEIN, A., Über die Temperaturgrenzen des Lebens bei der Thermalalge Mastigocladus laminosus Cohn. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 317.
LOHMANN, H., Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1903. N. F. **7**.
—, Neues aus dem Gebiet der Planktonforschung. Naturwiss. Wochenschr. 1908. **7**, 801.
—, Die Strömungen in der Straße von Messina und die Verteilung des Planktons in derselben. II. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1909. **2**, 505. 1910/11. **3**, 275.
—, Beiträge zur Charakterisierung des Tier- und Pflanzenlebens in den von der „Deutschland" während ihrer Fahrt nach Buenos-Ayres durchfahrenen Gebieten des Altlantischen Ozeans. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1912. **4**, 407.
—, Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton nach den Ergebnissen der Zentralfugenfänge während der Ausreise der „Deutschland" 1911. Zugleich ein Beitrag zur Biologie des Atlantischen Ozeans. Arch. f. Biontologie. 1916. **4**.
—, Neue Untersuchungen über die Verteilung des Planktons im Ozean. Sitz.-Ber. naturf. Freunde. 1916. 73—126.
LORENZ, J. R., Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien. 1893.
LOZÉRON, H., La répartition verticale du Plankton dans le lac de Zürich. Diss. Zürich. 1902.
LÜCKE, FR., Quantitative Untersuchungen an dem Plankton bei dem Feuerschiff Borkum-Riff im Jahre 1910. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1912. N. F. **14**.
LUNDEGÅRDH, H. Ecological studies in the assimilation of certain forest plants etc. Svensk. bot. Tidsskrift. 1921. **15**, 45.
MAGNUS, P., Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Thorea romosissima Bory im mittleren Deutschland. D. bot. Monatsschr. 1898. **16**, 17.
—, W. u. SCHINDLER, Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**, 314.
MANGIN, L., Sur la Flore planctonique de Saint-Vaast-la-Hougue. Rec. publié à l'occasion du Jubilé scientifique du Prof. Le Monnier, Nancy. 1913. S. 141.
—, Sur la flore planctonique de la rade de Saint-Vaast la Hougue (1908—1912). Nouv. arch. mus. hist. nat. (5). 1914. S. 147.
—, Sur le polymorphisme de certaines Diatomées de l'antarctique. Compt. rend. 1914. **159**, 476.
MARSH, C. DW., The Plankton of Lake Winnebago and Green Lake. Wisconsin geol. and nat.-hist. Survey. Scientific. series Nr. 3. Bull. Nr. 12.
MARSSON, M., Die Fauna und Flora des verschmutzten Wassers und ihre Beziehungen zur biologischen Wasseranalyse. Forschungsber. a. d. biol. Stat. zu Plön. 1903. **10**, 60.

MAURIZIO, A., Wirkung der Algendecken auf Gewächshauspflanzen. Flora. 1899. **86**, 113.
MEUNIER, ALPH., Notice sur la florule des neiges et des glaces de la mer de Kara. Camp. arctique du duc d'Orléans en 1907.
MEURER, R., Über die regulatorische Aufnahme anorganischer Stoffe durch die Wurzeln von Beta vulgaris und Daucus Carota. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909. **46**, 503.
MEYER, H. A., Untersuchungen über die physikalischen Verhältnisse des westlichen Teiles der Ostsee. Kiel.
MICHEELS, HENRI, Recherches sur la Caulerpa prolifera. Bull. Acad. roy. de Belgique. 1911. S. 110.
MIEHE, H., Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 257.
MIGULA, W., Die Verbreitungsweise der Algen. Biol. Zentralbl. 1888. **8**, 514.
MINDER, LEO, Zur Hydrophysik des Zürich- und Walensees usw. Arch. f. Hydrobiol. 1920. **12**, 122.
MÖBIUS, K., Die äußeren Lebensverhältnisse der Seetiere. Rede, geh. auf d. Vers. d. Naturforscher u. Ärzte zu Hamburg 1875.
MOHN, H., Temperaturverhältnisse im Meere zwischen Norwegen, Schottland, Island und Spitzbergen. PETERMANNS Mitt. 1876. **22**.
—, Nordhavets Dybder, Temperatur och Strømninger. Den norske Nordhavs-Expedition 1876—78.
MOLISCH, HANS, Ernährung der Algen. II. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math. nat. Kl. 1896. S. 105.
—, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1897.
—, Leuchtende Pflanzen. Jena 1904.
MONTAGNE, Cryptogamia Guyanensis: Note sur la station insolite de quelques Floridées dans les eaux douces et courantes des ruissaux des montagnes à la Guyane. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3. sér. **14**.
MOORE, G. T. and KARRER, J. L., A subterranean algal flora. Amer. Mo. Bot. Garden. 1919. **6**, 281.
MOORE, G. T. and KELLERMANN, K. F., A method of destroying or preventing the growth of Algae and certain pathogenic Bacteria in water supplies. U. S. dep. agric. Bureau plant industry, Bull. Nr. 64.
MORREN, A. and C., Recherches sur la rubrifaction des eaux et leur oxygenation par les animalcules et les algues. Brüssel 1841.
MUENSCHER, WALTER L. C., Ability of seaweeds to withstand desiccation. Puget sound marine Station. Publ. 1915. **1**, 19.
—, A study of the algal associations of San Juan Island. Puget sound marine Station. Publ. 1915. **1**, 59.
MÜLLER, N. J. C., Untersuchungen über die Diffusion atmosphärischer Gase in der Pflanze und die Gasausscheidung unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen. I. Pringsh. Jahrb. **6**, 478. II. Das. **7**, 145.
—, O., Bacillariaceen aus den Natrontälern von El Kab (Oberägypten). Hewigia. **38**, 274.
MURRAY, G., Observations on Plant Plankton. Journ. of bot. 1897. **35**, 387.
—, S. J., The distribution of organisms in the Hydrosphere as affected by varying chemical and physical conditions. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1908. **1**, 10.
— and HJORT, J., The depths of the ocean. London 1912.
NADSON, G., Die perforierenden Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta bot. hort. Petropol. 1900. **18**, 35.
—, G. A., Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Bull. jard. imp. Bot. St. Pétersbourg. 1908. **8**, 121.
—, Über den Einfluß des farbigen Lichtes auf die Entwicklung des Stichococcus bacillaris Näg. in Reinkulturen. (Russisch mit deutschem Résumé.) Bull. jard. imp. Bot. St. Pétersbourg. 1910. **10**, 137.
NÄGELI, C. v., Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Denkschr. d. Schweiz. naturf. Ges. 1893. S. 33.
NATHANSOHN, AL., Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Pringsh. Jahrb. 1902. **38**, 24.
—, Vertikale Wasserbewegung und quantitative Verteilung des Planktons im Meere. Ann. f. Hydrographie u. maritime Meteorologie. 1906.
—, Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1906. **29**, 257.
—, Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meer. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1908. **1**, 37.
NATTERER, K., Salzhaltige Erd- und Wasserproben aus Persien. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. 1895. **104** 2b, 425.

NATTERER, K., Chemische Untersuchungen im östlichen Mittelmeer. Reise S. M. S. „Pola". Denkschr. d. kgl. Akad. d. Wiss. Wien. 1892. **59**, 83 u. 101.
NESTLER, Die Blasenzellen von Antithamnion plumula usw. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1898. N. F. **3**.
NEUDÖRFER, A., Versuche über die Anpassung von Süßwasserfischen an Salzwasser. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen (Roux). 1907. **23**, 566.
NOLL, F., Die Farbstoffe der Chromatophoren von Bangia fusco-purpurea. Lyngb. Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg. 1888. **3**, 489.
—, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. d. Senckenberg. naturf. Ges. 1890. **15**, 101.
OETTLI, MAX, Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Jahrb. d. St. Gall. Naturwiss. Ges. f. d. Vereinsjahr 1903. Erschienen 1904. S. 182.
ØRSTED, A. S., De regionibus marinis. Diss. Hauniae. 1844.
OKAMURA, in Bot. Magazine 1903.
—, On some marine algae recently introduced into Danish waters. Bot. Mag. Tokyo. 1921. **35**, 149. Japanisch.
OLTMANNS, F., Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23**.
—, Notizen über die Algenflora bei Warnemünde. Arch. d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg. 1893. **47**, 97.
—, Notizen über Kultur- und Lebensbedingungen der Algen. Flora. 1895. **80**, 1.
OSTENFELD, C. H., Phytoplankton from the sea around the Faerøes. Botany of the Faerøes. 1903. **2**.
—, The Phytoplankton of the Aral Sea and its Affluents with an Enumeration of the Algae observed. Wiss. Ergebn. d. Aralsee-Expedition. 1908. **8**, 123.
—, On the ecology and distribution of the grass-wrack (Zostera marina) in Danish Waters. Report of the danish biological station to the Board of Agriculture. 1908. **16**.
—, On the immigration of Biddulphia Sinensis Grev. and its occurrence in the north sea during 1903—1907 and on its use for the study of the direction and rate of flow of the currents. Medd. kommiss. Havundersögelser. 1908. **1** Serie: Plankton. Nr. 6.
—, Immigration of a Plankton Diatom into a quite new area within recent years; Biddulphia sinensis in the north sea waters. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1909. **2**, 362.
—, Halosphaera and Flagellatae. Conseil perm. internat. pour l'explorat. de la mer, Bull. trimestrial. Resumé planktonique I. Copenhague 1910.
—, De danske Farvandes Plankton i. aarene 1898—1901 usw. 1. Phytoplankton og Protozoer. 2. Protozoer usw. Danske Vidensk. Selkabs Skrifter. Naturvid. og Math. **I**. 1913. 7. R. **9**. **II**. 1916. 8 R. **2**.
—, Catalogue des espèces de plantes et d'animaux observées dans le plankton recueilli pendant les expéditions depuis le mois de juillet 1908 jusqu'au mois de décembre 1911. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Publications de circonstance. 1916. Nr. 70.
— -HANSEN, C., De Danske Farvandes Plankton i Aarene 1898—1901. Kgl. danske Vidensk Selsk. Skrifter. 1913. 7. ser. **9**[2], 362.
— and WESENBERG-LUND, A Regular Fortnightly Exploration of the Plankton of the two Icelandic Lakes, Thingvallavatn and Myvatn. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1905. **25**, 1092.
OSTERHOUT, W. J. V., The resistence of certain marine Algae to Changes in osmotic Pressure and Temperature.
—, The rôle of osmotic pressure in marine Algae.
—, The importance of physiological balanced solutions for plants.
—, The antitoxic Action of Potassium on Magnesium. Univ. Californ. Publ. 1906. **2**.
OSTWALD, W., Zur Theorie des Planktons. Biol. Zentralbl. 1902. **22**, 596.
—, Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie. Forschungsber. biol. Stat. Plön. 1903. **10**.
—, Zur Theorie der Schwebevorgänge usw. Arch. f. d. ges. Physiologie. 1903. **94**.
—, Theoretische Planktonstudien. Zool. Jahrb. 1903. **18**.
OVERTON, Verschiedene Arbeiten. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. 1895—1896. 1899. 1900. 1905.
OYE, PAUL VAN, Zur Biologie des Potamoplanktons auf Java. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1922. **10**, 362.
PASCHER, A., Eine Bemerkung über die Zusammensetzung des Phytoplanktons des Meeres. Biol. Zentralbl. 1917. **37**, 312—315.
—, Über das regionale Auftreten roter Organismen in Süßwasserseen. Bot. Archiv. 1923. **3**, 311.
PAULSEN, O., Plankton and other biological investigations in the sea around the Faerøes in 1913. Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser. Serie Plankton. 1918. Nr. 13.

PAVILLARD, J., Recherches sur la flore pélagique (Phytoplankton) de d'Etang de Thaw. Travail de l'institut de Botanique de l'Université de Montpellier et de la Station zoologique de Cette. Montpellier. 1905.
—, L'évolution périodique du plankton végétal dans la Méditerrauée occidentale. Ass. franc. Avanc. Sc. 1912. **41**, 395.
PEIRCE, J. G. and RANDOLPH, F. A., Studies of irritability in Algae. Bot. Gaz. 1905. **40**, 321.
PENNINGTON, M., A chemico-physiological study of Spirogyra nitida. Publ. of the Univ. of Pensylvania. New series Nr. 2. Contrib. from bot. Laborat. 1897. **1**, 203.
PERAGALLO, H., Note sur quelques Diatomees saumâtres du Medoc. Bull. soc. hist. nat. Toulouse. 1887.
PETERSEN, C. G. JOH., Plankton studies in the Limfjord. Rep. of the Danish. biol. Station. 1897. Nr. 7.
—, JOH. BOYE, On tufts of bristles in Pediastrum and Scenedesmus. Bot. Tidsskrift. 1911. **31**, 161.
—, Studier over danske aërofile alger. Mém. akad. roy. sc. et lettr. Danemark. Copenhague. Sér. 7. Sec. d. Sc. 1915. **12**, 272.
PETTERSON, O., Die hydrographischen Untersuchungen des nord-atlantischen Ozeans in den Jahren 1895—1896. PETERMANNS Mitt. 1900. **46**, 1.
—, Über die Wahrscheinlichkeit von periodischen und unperiodischen Schwankungen usw. I und II. Svenska Hydrogr.-biol. Kommissionens Skrifter. 1905. **2**.
— u. EKMAN, G., De hydrografiske Förandringarne inom Nordsjöns och Östersjöns Område under Tiden 1893—1897. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlinger. 1897. **29**. Nr. 5.
PEVALEK, J., Zur Kenntnis der Biologie und der geographischen Verbreitung der Algen in Nordkroatien. Bull. trav. Ac. sc. slaves du Sud Zagreb. 1916. **5**, 121.
PFEFFER, Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl.
—, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen. 1886. **2**, 179.
PICCONE, A., Nota su alcune alghe della campagna del Corsaro in America. Atti della soc. ligustica di scienze naturali. 1896. **7**, 351.
PIERCY, A., The Structure and Mode of life of a Form of Hormidium flaccidum A. Br. Ann. of Bot. 1917. **31**, 513.
PLÜMECKE, O., Zur Biologie mecklenburgischer Gewässer. III. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1916. **11**, 103.
PORTER, H. C., Abhängigkeit der Breitlings- und Unterwarnowflora vom Wechsel des Salzgehaltes. Diss. Rostock. 1894.
PRINGSHEIM, N., Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1881. **12**, 288. Auch Ges. Abh. **4**.
PRINTZ, H., Kristianiatraktens Protococcoideer. Norsk. Videnskaps-Selskabs Skrifter. Kristiania. 1914. Nr. 6.
—, Subaërial Algae from South Africa. Norske Videnskab. Selsk. Skrift. 1920. Nr. 1.
PRUDENT, P., Flore diatomique des lacs du Jura. Ann. soc. bot. de Lyon. 1906. **31**, 54.
QUINTON, R., Dégré de concentration saline du milieu vital de l'Anguille dans l'eau de mer et dans l'eau douce etc. Compt. rend. 1904. **139**, 938.
RABANUS, A., Beiträge zur Kenntnis der Periodizität und der geographischen Verbreitung der Algen Badens. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. 1915. **21**. Auch Diss. Freiburg. 1915.
RAY, J., The flora and fauna of snow and see. Scottish Naturalist. 1885. S. 122.
RAYSS, T., Le Coelastrum proboscideum Bohl. Etude de planctologie expérimentale suivie d'une revision des Coelastrum de la Suisse. Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz. 1915. **5**. Heft 2.
REDEKE, H. C., Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdragen tot de Dierkunde uitgegeven door het K. zool. Genootschap Natura artis magistra. 1923. **22**, 329.
REICHELT, H. u. SCHUCHT, F., Die Bazillarien der rezenten Schlickabsätze im Flutgebiet der Elbe. Abh. naturw. Vereins Bremen. 1914. **22**, 259.
REIN, J., Vorkommen von Algen in Thermalwasser von hoher Temperatur. Sitz.-Ber. d. niederrhein. Ges. zu Bonn. 1896.
REINHARD, L., Vorläufige Mitteilung über das Phytoplankton des Schwarzen Meeres, der Meeresstraße von Kertsch, des Bosporus und des Marmarameeres. 1910.
REINKE, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Pringsh. Jahrb. 1875. **10**.
—, Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. 6. Ber. d. Komm. z. Unters. d. deutschen Meere in Kiel. 1889.
— und DARBISHIRE, Kaiser-Wilhelm-Kanal im August 1896. Wiss. Meeresunters. 1898. **3**.
REVERDIN, L., Etude phytoplanctonique, expérimentale et descriptive des eaux du Lac de Genève. Arch. d. Sc. phys. et nat. 1919. **1**.

Richter, Ad., Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora. 1892.
—, A. v., Farbe und Assimilation. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **30**, 280.
Rigg, G. B., Is salinity a factor in the distribution of Nereocystis Luetkeana? Bull. Torrey bot. Club. 1913. **40**, 237.
Roddy, H. J., Concretions in streams formed by the agence of blue green Algae and related plants. Proc. Amer. philos. soc. 1915. **54**, 246.
Rosevinge, K. L., Om algevegetationen ved Grønlands Kyster. Meddelelser om Grønland. 1898. **20**.
—, Sur les organes piliformes des Rhodomelacées. Kgl. dansk. Vidensk. Selskabs Forhandl. 1903. S. 439.
—, Note sur une Floridée aérienne (Rhodochorton islandicum n. sp.). Botanisk Tidsskrift. 1900. **23**, 61.
—, Om fremmede Alger iland drevne paa Jyllands vest kyst. Bot. Tidsskrift. 1905. **27**, 83.
—, Remarks on the hyaline unicellular hairs of the Florideae. Biol. Arbej der tillegnede Eug. Warming. 1911. S. 203.
—, Om nogle i nyere Tid indvandrede Havalger i de danske Farvande. Bot. Tidsskrift. 1920. **37**.
Rostafinski, Vorläufige Mitteilungen über den roten und gelben Schnee und eine neue in der Tatra entdeckte Gruppe von braungefärbten Algen (Polnisch). Jahresber. $8^1$, 564.
Roth, Allgemeine und chemische Geologie. Bd. I.
Rouppert, K., Über zwei Planktondiatomeen (Chaetoceras Zachariasi und Attheya Zachariasi). Bull. de l'Acad. des sc. de Cracovie 1913. Cl. d. Sc. math. et nat. Sér. B. S. 298.
Roux, C. Rech. biologiques sur le lac d'Annecy. Ann. de biologie lacustre. **1**.
Ruhland, W., Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **46**, 1.
—, Zur Frage der Ionenpermeabilität. Zeitschr. f. Bot. 1909. **1**, 747.
Rumm, C., Zur Kenntnis der Giftwirkung der Bordeauxbrühe und ihrer Bestandteile auf Spirogyra longata usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13**, 189.
Ruttner, F., Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten im großen Plöner See und in zwei nordböhmischen Teichen. Forschungsber. aus d. biol. Station zu Plön. 1905. **12**, 35.
—, Die Mikroflora der Prager Wasserleitung. Arch. d. naturwiss. Landesdurchforschung von Böhmen. 1906. **13**.
—, Planktonuntersuchungen an den Lunzer Seen. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1914. **6**, 518.
—, Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen. Fortschr. d. naturwiss. Forschung. Herausgeg. von Abderhalden. 1914. **10**, 273.
Sachs, J., Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora. 1894. **81**.
Sauvageau, C., A propos du Colpomenia sinuosa etc. Bull. de la station biologique d'Arcachon. 1906. **9**.
—, Le Sargassum bacciferum, la mer des Sargasses et l'océanographie. Compt. rend. soc. biol. Paris. 1907. **62**, 1082.
—, Sur la coloration des Floridees. Compt. rend. de la soc. biol. Paris. 1908. **64**, 103.
—, Sur la dissémination et la naturalisation de quelques Algues marines. Bull. de l'inst. océanogr. 1918. S. 1.
Schade, F. A., Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der sächsischen Schweiz. Englers Jahrb. 1912. **48**, 119.
Schaedel, A., Produzenten und Konsumenten im Teichplankton, ihre Wechselwirkung und ihre Beziehung zu den physikalischen und chemischen Milieueinflüssen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1916. **11**, 404.
Schiffner, V., Studien über die Algen des Adriatischen Meeres. Wiss. Meeresunters. von Kiel und Helgoland. Abt. Helgoland. N. F. **2**.
Schiller, J., Zur Morphologie und Biologie von Ceramium radiculosum Gran. Österr. bot. Zeitschr. 1908.
—, Über Algentransport und Migrationsformationen im Meere. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1909. **2**, 62.
—, Bericht über die botanischen Untersuchungen und deren vorläufige Ergebnisse der 3. Kreuzung S. M. S. „Najade" im Sommer 1911. Österr. bot. Zeitschr. 1912.
—, Vorläufige Ergebnisse der Phytoplankton-Untersuchungen auf den Fahrten S. M. S. „Najade" in der Adria. II. Flagellaten und Chlorophyceen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., 1913. $\mathbf{122}^1$.
—, Österreichische Adriaforschung. Bericht über die allgemeinen biologischen Verhältnisse der Flora des Adriatischen Meeres. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1914. Biol. Supp. **6**. Auch: Verh. d. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte. Wien. 1913. **85**.

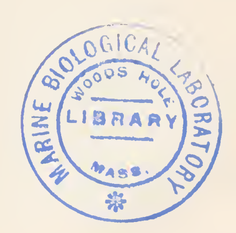
Schiller, J., Bericht über Ergebnisse der Nannoplankton-Untersuchungen anläßlich der Kreuzungen S. M. S. „Najade" in der Adria. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1914. Biol. Suppl. **6.**
Schindler, B., Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zeitschr. f. Bot. 1913. **5,** 497.
Schmidle, W., Beiträge zur Kenntnis der Planktonlagen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18,** 144.
—, Das Chloro- und Cyanophyceen-Plankton des Nyassa usw. Englers Jahrb. 1904. **33,** 1.
Schmidt, W., Über die Reflexion der Sonnenstrahlung an Wasserflächen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl. 1908. **117²,** 75.
Schneider, Georg, Das Plankton der westfälischen Talsperren des Sauerlandes. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1913. **8,** 207.
Schnetzler, J. B., Sur la résistance des végétaux à des causes qui altèrent l'état normal de la vie. Arch. sc. phys. et nat. Genève 1889. 3. sér. **21,** 240.
Schorler, B., Die Algenvegetation an den Felswänden des Elbsandsteingebirges. Abh. naturwiss. Ges. „Isis" in Dresden. 1914. S. 1.
Schott, G., Oceanographie und maritime Metereologie. Wiss. Ergebn. d. d. Tiefsee-Exped. (Valdivia 1988/99.) 1902. **1.**
—, Physische Meereskunde. Sammlung Göschen. 1910.
Schouteden-Wery, J., Quelques recherches sur les facteurs qui réglent la distribution géographique des Algues dans le Veurne Ambacht usw. Rec. de l'Inst. bot. Léo Errera. 1911. **8,** 101.
Schröder, B., Cosmocladium saxonicum de By. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18,** 15.
—, Das Plankton der Oder. Das. 1897. **15,** 482.
—, Planktonpflanzen von Seen von Westpreußen. Das. 1899. **17,** 156.
—, Das Plankton des Oderstromes. Plöner Forschungsber. 1900. **7.**
—, Zur Charakteristik des Phytoplanktons temperierter Meere. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. **24,** 260.
—, Beiträge zur Kenntnis des Phytoplanktons warmer Meere. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. 1906. **51,** 319.
—, Das Phytoplankton des Golfes von Neapel nebst vergleichenden Ausblicken auf das des Atlantischen Ozeans. Mitt. a. d. zool. Station zu Neapel. 1910. **14.**
—, Melosira Roeseana Rabenh., eine „leuchtende Bacilliariacee". Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34,** 796.
—, Teich- und Flußplankton. Die Naturwissenschaften. 1918. **6.** 162.
—, G., Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Diss. Tübingen. 1886.
Schröter und Kirchner, Die Vegetation des Bodensees. „Bodenseeforschungen". 1896. **9.**
Schröter, C., Die Schwebeflora unserer Seen. Neujahrsbl., herausg. v. d. naturf. Ges. in Zürich. 1897.
— und Vogler, P., Variationsstatistische Untersuchungen über Fragilaria crotonensis Kitt. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. 1901. **46,** 185.
Schultz, Marie, Beiträge zu einer Algenflora der Umgegend von Greifswald. Diss. Greifswald. 1913.
Schussnig, Bruno, Bedeutung der Blasenzellen bei der Gattung Antithamnion. Österr. bot. Zeitschr. 1914. S. 1.
Schütt, F., Analytische Planktonstudien. Ziele, Methoden und Anfangsresultate usw. Neptunia 1892.
—, Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel u. Leipzig. 1893.
—, Arten von Chaetoceras und Peragallia. Ein Beitrag zur Hochseeflora. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13,** 35.
Seligo, A., Untersuchungen in der Stuhmer Seen. Nebst einem Anh.: Das Pflanzenplankton preuß. Seen von Bruno Schroeder. Herausgeg. vom westpreuß. bot.-zool. Ver. u. vom westpreuß. Fischerei-Ver. Leipzig. 1900.
—, Hydrobiologische Untersuchungen. I. Zur Kenntnis der Lebensverhältnisse in einigen westpreußischen Seen. Schr. d. naturf. Ges. in Danzig. 1890. **7,** 43.
Selk, H., Beiträge zur Algenflora der Elbe und ihres Gebietes. Jahrb. d. Hamb. wiss. Anstalten. 1907. **25.** 3. Reihe.
Sernov, S. A., Die Facies der Phyllophora usw. Autorreferat. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910/11. **3,** 226.
Setchell, W. A., On the classification and geographical distribution of the Laminariaceae. Transact. Connecticut Acad. 1893. **9.**
—, The law of temperature connected with the distribution of the marine algae. Ann. Missouri bot. Garden. 1915. **2,** 287.
— and Gardner, N. L., Algae of North-Western America. Univ. Calif. Publ. Bot. 1903. **1,** 165.
Simmons, Zur Kenntnis der Meeresalgenflora der Faeröer. Hedwigia. 1897. **36.**
Simony, Über den schwarzen Schnee oder die Gletscherschwärze. Protococcus nigricans. Deutsche Alpenzeitung. 1881.

Sjöstedt, Gunnar, Algologiska Studier vid Skånes södra och östra Kust. Lunds Universitets Årsskrift. 1908. N. F. Afd. 2. **16.**
Skinner, S. A., Observations on the Tide-pool Vegetation of Port Renfrew. Minnesota bot. studies. 1903. (3). **2,** 145.
Skorikow, A., Über das Sommerplankton der Newa und aus einem Teil des Ladogasees. Biol. Zentralbl. 1904. **24,** 353.
Skottsberg, C., Observation son the vegetation of the antarctic Sea. Botaniska Studier tillägnade F. R. Kjellman. Upsala. 1906.
Smith, Gilbert Morgan. The vertical distribution of Volvox in the plankton of Lake Monoma. American Journ. of Bot. 1918. **5,** 178.
—, Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Wisconsin Geological and Natural History Survey. 1920. Scientific. Series Nr. 12.
Söderström, E., Über den anatomischen Bau von Desmarestia aculeata Lam. Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handl. 1889. **14**[3]. Nr. 4.
Spargo, M. W., The genus Chlamydomonas. Washington Univers. Studies. 1913. **1,** 65.
Stahl, Ernst, Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht usw. Jena. 1909.
Stålfelt, M. G., Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. Medd. fran Statens Skagsförsöks-Anstalt. 1921. S. 221.
Stange, B., Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Ztg. 1892. **50,** 256.
Steinecke, Fr., Die Algen des Zehlaubruches in systematischer und biologischer Hinsicht. Schriften d. physik.-ökonom. Ges. in Königsberg. 1916. **56.** Auch Diss. Königsberg. 1916.
—, Formationsbiologie der Algen des Zehlausbruches in Ostpreußen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1917. **9,** 458.
—, Limonitbildende Algen der Neide-Flachmoore. Bot. Arch. 1923. **4,** 403.
—, Über Beziehungen zwischen Färbung und Assimilation bei einigen Süßwasseralgen. Ebenda. **4,** 317.
Steiner, Hans, Biologische Studien an den Seen der Faulhornkette im Berner Oberlande. Int. Revue d. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl. 1911. **2.**
—, Das Plankton und die makrophytische Uferflora des Luganersees. Diss. Zürich. 1912. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Biol. Suppl. 1912. **6.**
Steuer, A., Beobachtungen über das Plankton des Golfes von Triest. Zool. Anzeiger. 1901. **24,** 111. 1903. **27,** 145.
—, Planktonkunde. Leipzig. 1910.
Stockmayer, S., Das Leben des Baches. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12,** 133.
Strøm, Kaare Münster, The Phytoplankton of some Norwegian lakes. Videnskapsselskapets Skrifter. I. Math.-nat. Kl. 1921. Nr. 4.
—, Some Algae from hot springs in Spitzbergen. Bot. Notiser. 1921. S. 17.
Suchlandt, O., Dinoflagellaten als Erreger von rotem Schnee. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34,** 242.
—, Beobachtungen über das Phytoplankton des Davoser Sees usw. Diss. Lausanne 1916/17.
—, Beiträge zur Kenntnis der Periodizität des Phytoplanktons. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1922. **13,** 754.
Svedelius, Nils, Studier öfver Österjöns hafsalgflora. Akad. afhandl. Upsala 1901.
—, Ecological and systematic studies of the Ceylon spezies of Caulerpa. Ceylon marine biological Reports 1906. Nr. 4.
—, Über die Algenvegetation eines zeylonischen Korallenriffes mit besonderer Rücksicht auf ihre Periodizität. Botaniska studier tillägnade F. R. Kjellman. 1906. S. 184.
—, Om ljusets inflytande på hafsalgernas fördelning. Fauna och flora. Popul. tidsskr. f. biol. 1907. S. 245.
—, Über lichtreflektierende Inhaltskörper in den Zellen einer tropischen Nitophyllum-Art. Svensk. bot. Tidsskrift. 1909. **3,** 138.
Swingle, W. T., Bordeaux mixture, its chemistry, physical properties and toxic effects on Fungi and Algae. U. S. Dep. of Agric. Div. of veg. physiol. and pathol. Bull. 1896. **5.**
Techet, Karl, Verhalten einiger mariner Algen bei Änderung des Salzgehaltes. Österr. bot. Zeitschr. 1904. **54,** 313.
—, Über die marine Vegetation des Triester Golfes. Abh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. 1906. **3.**
Teodoresco, E. C., De l'action qu'exercent les basses températures sur les zoospores des Algues. Compt. rend. **140,** 522.
—, Observations morphologiques sur le genre Dunaliella. Revue générale de botanique. 1906. **18,** 353.
—, Rech. sur les mouvements de locomotion des organismes inférieures aux basses températures. Ann. des sc. nat. bot. 1909. 9. sér. **9,** 231.

THIENEMANN, AUGUST, Die Faktoren, welche die Verbreitung der Süßwasserorganismen regeln. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1913. **8**, 267.
—, Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. Das. 1918. **12**. Lit.
—. Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen. Das. 1922. **14**, 151.
THOMAS, FR., Ein neuer, durch Euglena sanguinea erzeugter kleiner Blutsee in der baumlosen Region der Bündner Alpen. Mitt. d. Thür. bot. Ver. 1897. N. F. **10**, 28.
TONI, J. B. DE, Über Lithoderma fontanum. Bot. Zentralbl. 1894. **60**, 258.
—, Materiali per la fenologia degli organi di riproduzione delle Florideae mediterranee. Comitato Talassografico Italiano. 1922. **89**.
— ed FORTI, A., Intorno al Byssus purpurea del Lighfoot usw. Atti del reale Instituto Veneto di scienze usw. 1904. **63**, 205.
TRANSEAU, E. N., The Periodicity of Algae in Illinois. Transact. Americ. Micr. Soc. 1913. **32**, 31.
—, The periodicity of fresh water algae. Amer. Journ. Bot. 1916. **3**, 121.
TRUE, K. H., Notes on osmotic experiments with marine algae. Bot. Gaz. 1918. **65**, 71.
TSCHERNING, F. A., Über die Algenvegetation an den Wasserrädern der Schiffsmühlen bei Wien. Österr. bot. Zeitschr. 1902. **52**, 48—49.
TSUKAMOTO, M., Über Giftwirkung verschiedener Alkohole. Forschungsber. über Lebensmittel und ihre Beziehungen zur Hygiene. 1895. **2**, 18.
ULE, Bestimmung der Wasserfarbe in den Seen. PETERMANNS Mitt. 1892. **S**. 70.
VICKERS, A., Contribut. à la flore algologique des Canaries. Ann. sc. nat. 1896. 8. sér. **4**.
—, Liste des Algues marines de la Barbade. Ann. des sc. nat. Bot. 1905. 9. sér. **1**.
VOGEL, Spektralanalyse irdischer Stoffe. I. 2. Aufl.
VOIGT, M., Über eine Gallerthaut bei Asterionella gracillima Heib. und Tabellaria fenestrata Kütz., var. asterionelloides Grun. und ihre Beziehung zu der Gallerte der Foraminiferen, Heliozoen und Radiolarien. Zeitschr. für angew. Mikrosk. 1910. **7**, 39.
—, Über Gallerthäute als Mittel zur Erhöhung der Schwebfähigkeit bei Planktondiatomeen. Forschungsber. biol. Station Plön. 1901. **7**.
—, Die vertikale Verteilung des Planktons im großen Plöner See und ihre Beziehungen zum Gasgehalt dieser Gewässer. Das. 1905. **12**, 115.
VOSS, MARIE, Beiträge zu einer Algenflora der Umgegend von Greifswald. Diss. Greifswald. 1915.
VOUK, V., Untersuchungen über Phytobenthos im Quarnero-Gebiet. Acad. des sc. et des arts des slaves du sud de Zagreb. Agram. 1914 u. 1915.
—, Die marine Vegetation des Golfes von Bakar (Buccari). Ebenda. 1915. **4**.
—, Biologische Untersuchungen der Thermalquellen von Zagorje in Kroatien. Ebenda. 1916. **5**, 97.
WALDVOGEL, Das Lautikerried und der Lützelsee. Diss. Zürich. 1900.
WALTHER, Joh. Bionomie des Meeres. Jena. 1893.
WANDEL, C. F. og OSTENFELD, C., Jagttagelser over Overfladevants Temperatur, Saltholdighed og Plankton paa islandske og grönlandske Skibsrouter i. 1897. Kjöbenhavn 1898.
WANKLYN, J. A., Analyse des Wassers. Übers. d. 8. Aufl. von H. BORCKERT. Charlottenburg. 1893.
WARMING, EUGEN, Bidrag til Vadernes, Sandenes og Marskens Naturhistorie. Under Medarbejde of C. Wesenberg-Lund, E. Oestrup o. fl. Kgl. D. Vidensk. Selsk. Skrifter. 1904. 7 Raekke. **1**, 56.
WEED, W. H., The vegetation of hot springs. American Naturalist 1889. **23**, 394.
WESENBERG-LUND, Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Zentralbl. 1900. **20**. 606.
—, Über Süßwasserplankton. Autorisierte Übersetzung aus dem Dänischen von Dr. O. GERLOFF. Prometheus. 1906. **17**, 785.
—, Plankton investigation of the Danish lakes. General Part: The baltic freshwater plankton, its origin and variation. Kopenhagen. 1908.
—, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Suppl. I. 1910.
WEST, G. S., On some Algae from hot springs. The journ. of bot. **40**, 241.
—, Report on the freshwater Algae, including phytoplankton, of the third Tanganyika expedition, conducted by Dr. W. A. CUNNINGTON, 1904—1905. Journ. of the Linn. soc. 1907. **38**, 81.
— and G. S., On the periodicity of the phytoplankton of some british lakes. The journ. of Linnean soc. 1909. **40**, 395.

Whipple, G. S., Some Observations on the growth of Diatoms in surface waters. Technology Quarterly 1894 und zahlreiche Arb. in Journ. of the New England water works Assoc. 1895. **9.** 1896. **11.** 1899. **14.** usw.
—, Classification of the lakes according to temperature. American Naturalist. 1898. **32,** 23.
Wilczek, Alfons, Beiträge zu einer Algenflora der Umgegend von Greifswald. Diss. Greifswald. 1913.
Wildeman, E. de, Sur la dispersion du Thorea ramosissima Bory. N. Notarisia 1895. S. 13.
Wille, N., Bidrag till Algernas physiol. Anatomie. Kgl. svensk. Vet. Akad. Handl. 1885. **21.**
—, Chlorophyceen. In Engler-Prantl, natürliche Pflanzenfamilien.
—, Über Pleurocladia lacustris. A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13,** 106.
—, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminarien. Univers. Festskr. til. H. M. Kong Oscar II. Christiania. 1897.
—, Wanderung anorganischer Nährstoffe bei den Laminarien. Schwendener-Festschrift. Berlin. 1899.
—, Algologische Notizen. IX—XIV. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. 1903. **41,** 89.
—, Über eine Sommerform von Ulothrix consociata Wille. Algol. Untersuchungen II. Kgl. Norske Videnskabs Selskabs Skrifter. 1906. Nr. 3.
—, Der anatomische Bau bei Himanthalia lorea Lyngb. Pringsh. Jahrb. 1910. **47,** 495.
—, Om algesamfund ved Norges Kyst. Naturen. 1917.
Winge, O., Om Sargassohavet. Bot. Tidsskrift. 1913. **33,** 269.
Wislouch, S. M., Über das Ausfrieren (Kältetod) der Alge Stichococcus bacillaris Näg. unter verschiedenen Lebensbedingungen. Bull. jard. imp. bot. St. Pétersbourg. 1910. **10,** 166.
—, Über eine durch Oscillaria Agardhii Gom. hervorgerufene Wasserblüte, sowie Spirulina flavovirens (nova sp. mihi). Bull. jard. imp. bot. St. Pétersbourg. 1912. **11,** 155.
Wittrock, V., Über die Schnee- und Eisflora, besonders in den arktischen Gegenden. „Studien und Forschungen, veranlaßt durch meine Reise im hohen Norden" von A. E. v. Nordenskiöld. S. 67. Bot. Zentralbl. 1883. **14,** 386.
Wittstein, Die Farbe des Wassers. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Kl. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. München. 1860. S. 603.
Wolf, E., Die Wasserblüte als wichtiger Faktor im Kreislauf des organischen Lebens. Ber. d. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt. 1908. S. 57.
Woloszynska, J., Über die Variabilität des Phytoplanktons der polnischen Teiche I. Bull. Acad. Sc. Cracovie. 1911. S. 290.
—, Das Phytoplankton einiger javanischer Seen, mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons. Ebenda. 1912. S. 649.
Wright, C. H., Distribution of Caloglossa Leprieurii (Mont) J. Ag. Journ. of Bot. 1889. S. 22.
Yendo, K., On Caulerpa anceps Harv. The bot. mag. Tokyo. 1903. **17,** 153—57.
Yung, E., Des variations quantitatives du Plankton dans le lac Leman. Arch. des sc. phys. et nat. 1899. **8.**
Zacharias, O., Fortsetzung der Beobachtungen über die Periodizität der Planktonorganismen. Forschungsber. d. biol. Stat. Plön. 1895. **3,** 129.
—, Über die Ergrünung der Gewässer durch die massenhafte Anwesenheit mikroskopischer Organismen. Biol. Zentralbl. 1902. **22,** 700.
—, Über die Komposition des Planktons in thüringischen, sächsischen und schlesischen Teichgewässern. Plöner Berichte. 1904. **11,** 181.
—, Über Periodizität, Variation und Verbreitung verschiedener Planktonwesen in südlichen Meeren. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonkunde. 1906. **1,** 498.
Zimmers, Das Plankton des Oderstromes. Plöner Forschungsberichte. 1899. **7.** 4.

---



# VII. Das Zusammenleben
## von Algen unter sich und mit anderen Organismen.

### 1. Epiphyten.

Mehr als einmal haben wir in früheren Kapiteln der kleineren Algen gedacht, welche auf den größeren Tangen oft in Massen gedeihen; sei es, daß sie an ihnen Halt (S. 304) oder Schatten (S. 381) suchen und finden. Die solchem Standort angepaßten Wuchsformen, die Sohlen und Hafter, die Polster, Scheiben und Krusten wurden ebenfalls (S. 298) behandelt. Hier erhebt sich die Frage, ob die auf den großen Algen wachsenden Kleinen ausschließlich an diese gebunden sind. Im allgemeinen muß die Frage verneint werden. Die meisten Epiphyten wachsen auch auf Gestein, Holz, Kalkgehäusen von Tieren, Chitinhüllen von Bryozoen usw. (Wille, Batters u. a.). Immerhin kommt eine Spezialisierung vor; z. B. scheint mir ein spezifischer Epiphyt Falkenbergs Chamaethamnion zu sein. Es gehört zu den Rhodomelaceen; die zu Büscheln vereingten getauchten Sprosse entsenden Rhizoiden, und diese greifen (Fig. 753) um die Zweige von Polysiphonia nigrita fest herum, wie die Kletterwurzeln von Aroideen um ihren Wirt.

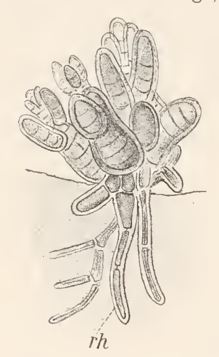



Fig. 753. *Chamaethamnion* n. Falkenberg. *rh* Rhizoiden, welche die Wirtspflanze umgreifen.

Besonderheiten in den oberflächlichen Schichten der Wirtspflanzen; gelegentliche Verwundungen usw. spielen natürlich bei der Besiedelung eine Rolle. In Verbindung mit der Umwelt sorgen sie dafür, daß nicht bei jeder Tangart die Epiphytenflora gleich ausfällt. Darüber berichten fast alle Floren. Besonders beliebt sind naturgemäß die Fucaceen und die Laminarien, unter ihnen besonders L. Cloustoni mit ihren dicken aufrechten Stielen. Zumal die nordischen Forscher wissen davon zu erzählen.

Im Süßwasser sind es auch die derberen Algen wie Cladophora, Zygnemeen u. a., welche Diatomeen und nicht wenigen kleinen Chaetophoreen Halt und Basis gewähren.

Ein Kampf um den Platz wird natürlich auch hier auf jedem Quadratzentimeter ausgefochten. Wie weit die Wirtspflanzen in Mitleidenschaft gezogen werden, ist unbekannt. Groß dürften die Schädigungen nicht sein; immerhin wird das Licht, die Umspülung mit Wasser usw. beeinträchtigt.

Fritsch spricht in diesen Fällen von einem Konsortium, d. h. von einer Genossenschaft, deren Glieder nur im lockeren Verbande stehen. Als eine solche darf man zunächst wohl das Zusammensein von Brenneckellen mit Pontosphaera auffassen. Erstere gehört zu den Coscinodiscoideen und Lohmann beschreibt, wie sich Pontosphaera sessilis an bestimmten Stellen des

Gürtelbandes ansetzt und sich meistens so anhäuft, daß die Schwebefähigkeit erhöht wird.

Es gibt eine ziemlich große Zahl von Notizen und Berichten über das Vorkommen von Algen auf größeren Tieren. Ich nenne zuerst LAGERHEIMS Angaben über einen schneckenbewohnenden Trichophilus, weil der Autor mancherlei Literatur behandelt; und außerdem sei daran erinnert, daß auf Süßwasserschlangen (MAGNUS und WILLE), auf Schildkröten (PETER, POTTER), sowie auf Schnecken verschiedener Art (EICHLER) Algen angegeben werden, die in die harten Schalen und Panzer eindringen, aber trotzdem nicht spezifische Parasiten sind.

Sie mögen immerhin als Vorläufer für die tief bohrenden Algen angesprochen werden (s. unten). Aber solche und ähnliche Vorkommnisse sind auch noch in einem anderen Sinne gedeutet worden. KAMMERER hat ein Ödogonium beschrieben, das die Larven von Aeschna cyanea an gewissen Standorten mit einem dichten Pelz überzieht; ILTIS findet Batrachospermum vagum mit Planorbis zu gewissen Zeiten vergesellschaftet. Indem diese und andere Forscher daran erinnern, daß die „Algengärten“ auf dem Rücken der Taschenkrebse von diesen mechanisch behandelt werden, daß allein auf der Süßwasserschlange eine bestimmte Cladophora gefunden wird, suchen sie darzutun, daß hier eine Symbiose vorliege, bei welcher zumal die Alge von der Atmungskohlensäure Nutzen ziehe, während sie wieder dem Tier Sauerstoff abgibt; auch werde die Alge von dem Tier an Orte geführt, an welchen sie günstigere Lebensbedingungen vorfinde. KAMMERER und ILTIS stellen fest, daß die Algen sich auf den Tieren weit länger halten als auf unbelebtem Substrat; allein daraus und aus dem, was sie sonst anführen, vermag ich vorläufig keinen Beweis für eine Symbiose zu erblicken. Gewiß, es mögen die Algen einen Standort gewählt haben, der ihnen das Fortkommen erleichtert, die beobachteten Formen mögen im Kampf um den Platz bevorzugt sein, aber damit scheint mir die Sache auch zu Ende zu sein; das um so mehr, als KAMMERER das Tier sowohl als auch die Alge an anderen Plätzen isoliert durchaus normal wachsen sah. Damit soll von einer eingehenden Prüfung nicht abgeraten werden; um so mehr als analoge Fälle nicht selten sein dürften. THIENEMANN erwähnt, Ceratoneis Arcus bedecke die Gallertröhren von Chironomiden oft in Reinkulturen. LAUTERBORN fand ähnliches, PAVILLARD endlich fand eine Chaetoceras-Art regelmäßig zusammen mit Tintinnus inquilinus, nachdem schon lange vor ihm FAMINTZIN diese Sache beschrieben und als Symbiose gedeutet hatte. Ob eine solche wirklich vorliege, steht dahin.

SCHROEDER hat eine ganze Anzahl solcher Fälle unter Angabe der Quellen zusammengestellt. Alle diese Funde reizen zu weiterer Prüfung, heute ist über ein etwaiges Zusammenleben bzw. eine gegenseitige Beeinflussung kaum sicheres zu sagen.

## 2. Endophyten.

Schleim- und Gallertbildungen sind auf der Außenseite der Algenthallome wie im Innern derselben eine außerordentlich häufige Erscheinung, und wir wissen, daß es sich dabei immer um mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen der Zellwandungen handelt. Solche in verschiedenem Maße gelockerten Membranen bieten aber naturgemäß zahlreichen kleinen Algen einen willkommenen „Unterschlupf“, ja sie laden fast direkt zur Besiedelung ein. Diese, die keinen wesentlichen Schaden stiftet, erfolgt je nach Eigenart des Wirtes oder des eindringenden Gastes, des Endophyten, in der

mannigfaltigsten Weise, immerhin kann man zwei Typen einigermaßen unterscheiden, beim ersten werden nur die äußersten Membranlamellen des Wirtes befallen, beim zweiten dagegen durchwachsen die Algen alle vorhandene Gallerte bis ins Zentrum der bewohnten Thallome.

### a) Algen in der Außenmembran.

Einen der einfachsten Fälle des ersten Typus stellt Gonatoblaste (Huber) dar. Diese Alge beeinflußt die Zellwände von Zygnema. Sobald

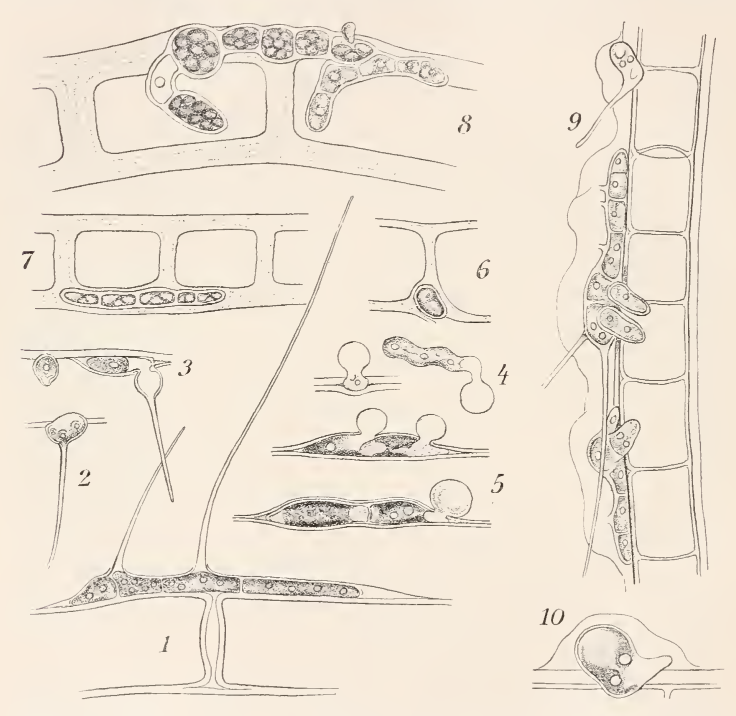



Fig. 754 n. Huber u. Wille. *1—4 Endoderma Jadinianum* Hub. und dessen Eindringen in die Wirtspflanze. *5 Endoderma leptochaete.* *6—8 End. Wittrockii* in verschiedenen Alterstadien. *9, 10 Gonatoblaste* auf *Zygnema.*

sich ihre Zoosporen auf den letzteren festgesetzt haben, wird deren Schleimscheide lockerer, sie quillt unter Einwirkung des Eindringlings auf und umhüllt denselben nun so lange, als er das Zygnema bewohnt (Fig. 754, *9, 10*). Nur die Haare ragen noch über die Schleimmassen hervor, indem sie diese durchbrechen.

Haare erzeugt nach Huber auch noch Endoderma leptochaete; aber diese Alge nistet sich doch schon viel fester in der Membran von Chaetomorpha, Cladophora u. a. ein (Fig. 754, *1*), indem sie sich zwischen Kutikula und Zellulosemembran ihres Wirtes einklemmt. Die Haare durchbrechen die Kutikula.

Das Eindringen der Alge ist vollkommen pilzartig. Die Schwärmer setzen sich auf der Außenhaut des Wirtes fest, umgeben sich mit Membran und treiben einen kurzen Keimschlauch, welcher bis unter die Kutikula vordringt (Fig. 754, *2*, *3*). In ihn wandert auch alles Plasma mit Chromatophoren usw. ein, außen bleibt nur eine farblose Blase zurück. Jetzt breitet sich der Keimschlauch parallel zur Oberfläche des Wirtes aus, indem er die Kutikula abhebt (Fig. 754, *3*). Ob das rein mechanisch durch keilförmiges Einklemmen der fremden Zelle erfolgt, ist unsicher. Enzyme mögen schon eine Rolle spielen, und solche müssen sicher mit vielen Autoren angenommen werden, wo es sich um die Durchbohrung der Kutikula handelt.

Andere Endoderma-Arten, wie Endoderma viride, das unter dem Namen Entocladia viridis durch REINKE wohl zuerst von allen hierher gehörenden Formen bekannt wurde, sowie das von WILLE beschriebene Endoderma Wittrockii usw. (s. a. COTTON) haben bei ihrer „membranösen" Lebensweise ihre Haare völlig eingebüßt, im übrigen verhalten sie sich den vorher geschilderten durchaus ähnlich. Sie scheinen mir nur (mit Hilfe des gleichen Keimungsmodus) etwas tiefere Membranschichten verschiedener Meeresalgen aufzusuchen, und für Endoderma gracile gibt HANSGIRG sogar an, daß sie in das Lumen von (verletzten?) Zellen eindringe.



Fig. 755. *Microsyphar Polysiphoniae* n. KUCKUCK. *1 Polysiphonia*-Sproß von dem Endophyten *(a)* umsponnen. *2* Membranstück der Wirtspflanze mit einem Faden der fremden Alge im opt. Durchschnitt. *w* Wand, *p* Perizentralen der *Polysiphonia*.

Eine getreue Kopie der Endodermen ist die von BATTERS aufgefundene Floridee Schmitziella (Fig. 756, *3*), welche ihren ganzen Thallus in den peripheren Membranschichten von Cladophora pellucida entwickelt und ferner, damit auch braune Algen nicht fehlen, Microsyphar nebst Dermatocoelis. Microsyphar Polysiphoniae (Fig. 755) wächst nach KUCKUCK in der Haut, welche die peripheren Zellen nach außen bedeckt, und Dermatocoelis kommt nach ROSENVINGE in analoger Weise auf Laminaria vor. Beide Algen senden, soweit mir bekannt, keine Fortsätze in das innere Gewebe und dokumentieren damit wohl, daß die subkutikulare Lebensweise nicht etwa durch die Wirtspflanze bedingt ist.

Alle diese Algen bestehen anfänglich aus wenig verzweigten Fäden, und damit kann es auch im Alter sein Bewenden haben. Häufig aber

findet reichlichere Verzweigung statt, die endlich zur Bildung einer kompakten pseudoparenchymatischen Scheibe führen kann.

Die Schwärmer der erwähnten Chaetophoreen können fast aus jeder Thalluszelle hervorgehen, diese wölbt sich etwas nach außen vor und entläßt die Tochterzellen nach Durchbrechung der äußeren Membranlamellen des Wirtes.

Bei Microsyphar Polysiphoniae dürfte die Zoosporenbildung schon etwas mehr lokalisiert sein, hier entsendet das vegetative Lager an bestimmten Stellen kurze ein- bis zweizellige Fortsätze nach auswärts, welche zu einem Pölsterchen zusammenschließen und gleichzeitig die äußeren Wandschichten des Wirtes sprengen. KUCKUCK betrachtet diese Polster als Sori von pluri-

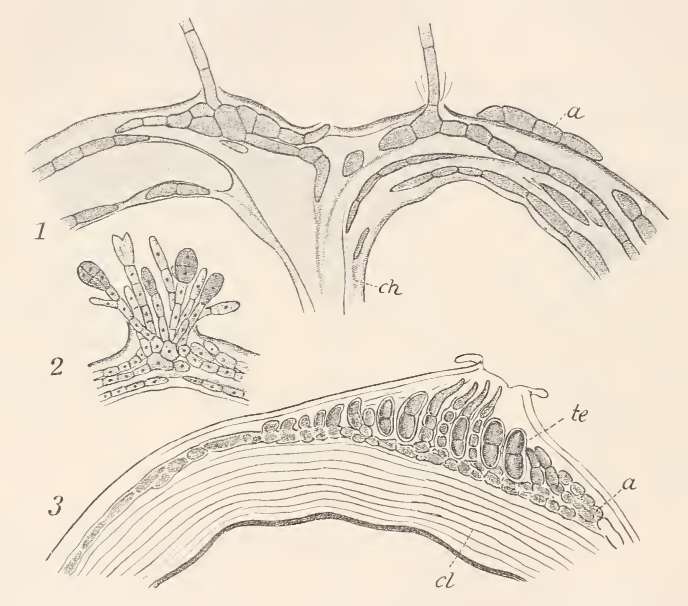



Fig. 756 n. KUCKUCK u. BATTERS. *1* u. *2* *Rhodochorton membranaceum* (*a*) in den Chitinhüllen (*ch*) der *Sertularia pumila.* *3* *Schmitziella endophloea* (*a*) in der Haut von *Cladophora pellucida* (*cl*). *te* Tetrasporen.

lokulären Sporangien. Tatsächlich wird in jeder der fraglichen Zellen nur ein Schwärmer entwickelt. Im Gegensatz dazu fand ROSENVINGE bei Dermatocoelis gut ausgebildete Sori unilokulärer Sporangien.

Bei Schmitziella gestalten sich Zystokarpien und Sporangiensori, an welchen eine reduzierte Hülle erkennbar ist (Fig. 756, *3*), ähnlich wie bei den Melobesiaceen. Die fraglichen Gebilde entstehen in der Cladophoramembran, und diese reißt später zwecks Entleerung der Sporen auf. Bei dem Prozeß scheinen die Paraphysen eine Rolle zu spielen, welche stets in der Mitte der Sori und Zystokarpien zu beobachten sind, und welche auch stets vor den Sporen entwickelt werden.

Es kann nicht wundernehmen, wenn die Algen ihre Angriffe auch auf andere als die Membranen lebender Zellen richten. So sehen wir sie denn

z. B. in die Chitinhüllen von Hydroidpolypen eindringen. Rhodochorton membranaceum färbt die Stöcke von Sertularia oft rosenrot, wie das zuerst MAGNUS, nach ihm mehrere andere Forscher beobachteten. Nach KUCKUCK, welcher neuerdings eine gute Darstellung dieser Alge gab, durchwachsen die verzweigten Fäden derselben die Chitinhäute ebenfalls parallel zur Oberfläche, auch sie folgen offenbar vorhandenen Schichtungen unter Auflösung und Sprengung der weicheren Zonen (Fig. 756, *1, 2*). Mit der relativen Dicke der Chitinmembranen hängt es wohl zusammen, daß die Fäden oft in mehreren Etagen übereinander liegen.

Wie von Schmitziella wird auch die Membran des Wirtes von Rhodochorton an bestimmten Stellen durchbrochen, und aus solchen treten dann die mehr oder weniger stark verzweigten Sporangienträger einzeln oder in Büscheln hervor (Fig. 756, *2*).

An diese schließt sich DARBISHIRES Chantransia endozoica, welche die gemeinsame Wandung des Stockes von Alcyonidium gelatinosum (Bryozoon), besonders aber den jener aufsitzenden Höcker bewohnt. Die Fäden dringen auch in das Innere der von Einzeltieren bewohnten Kammern ein, doch darf man kaum auf echten Parasitismus schließen, weil nicht klar ist, ob die betreffenden Individuen nicht schon vor dem Eindringen der Alge getötet oder mindestens erheblich geschädigt waren.

Ob diese und ähnliche Algen unbedingt auf wenige Wirte angewiesen sind, ist nicht hinreichend untersucht, und ich möchte mit Bezug auf die Mehrzahl glauben, daß dem nicht so ist. Dafür spricht z. B. eine Angabe von PORTER, welcher sein Streblonema fluviatile (wohl ein Phaeostroma) nicht bloß in der Membran brackiger Cladophoren, sondern auch in derjenigen von Bryozoen fand.

### b) Algen in den Mittellamellen der Wirte.

Zu den einfachsten Endophyten gehören wohl solche, welche zwischen locker zusammenschließenden Fadenkomplexen der Wirte gedeihen. So überzieht nach SIRODOT Balbiania (Chantransia) investiens zunächst die Rindenbekleidung der Hauptachsen von Batrachospermum, später aber wachsen die Fäden derselben zwischen den Quirlästen überall hindurch und kommen über deren äußeren Spitzen zum Vorschein. Ganz ähnlich lebt das von NOVAKOWSKI entdeckte, von HUBER neuerdings beschriebene Chaetonema irregulare. Auch seine Fäden wachsen auf den zentralen Achsen von Batrachospermum und durchziehen die Masse der Quirläste (Fig. 757, *2*). Die Alge kommt aber auch im Schleim der Coleochaete pulvinata und der Chaetophoren vor. Ihr reiht sich das durch PRINGSHEIM seit langem bekannte Bolbocoleon, ebenso Acrochaete repens Pringsh. an. Diese beiden Pflänzchen kriechen mit ihren verzweigten Fäden zwischen den Assimilatoren (Paraphysen) von Laminaria hin (Fig. 757, *1*) und senden kurze aufrechte Zweiglein gegen die Peripherie. In letzteren werden dann auch die Schwärmer gebildet, deren Entleerung und Beförderung an die Oberfläche ja unter solchen Umständen sehr leicht ist. Eine Anpassung an das eigenartige Gewebe der Laminarien meint man bei den erwähnten Arten sehr deutlich zu erkennen, aber es ist mir doch nicht so ganz sicher, ob sie nur so zu leben imstande sind.

Die Balbiania hätte man auch ohne weiteres biologisch zu Gonatoblaste in Beziehung bringen und sie als eine Bewohnerin des Schleimes von Außenmembranen betrachten können, denn nur um solchen handelt es sich zweifellos bei Batrachospermum. Bolbocoleon u. a. scheinen mir aber

schon mehr dem zweiten der oben erwähnten Typen anzugehören, oder doch zum mindesten einen willkommenen Übergang von rein epiphytischen zu endophytischen Formen darzustellen.

Solcher Übergänge gibt es zweifellos mehrere, z. B. ist ein solcher wohl durch ROSENVINGES Arthrochaete gegeben, die erst epiphytisch lebt, dann aber Fortsätze tief zwischen die Zellen des Wirtes entsendet.

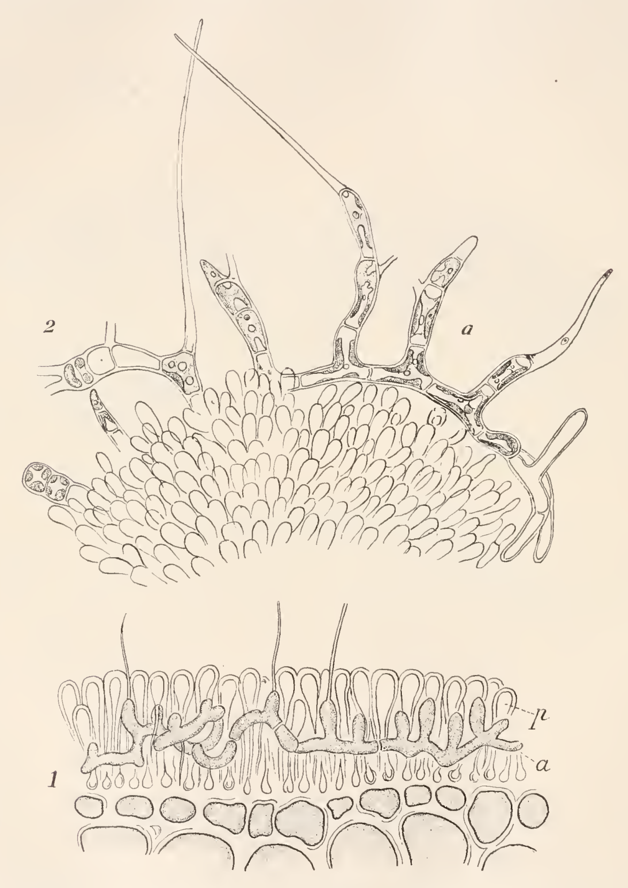



Fig. 757 n. HUBER. *1 Acrochaete repens* zwischen den Paraphysen von *Laminaria. 2 Chaetonema irregulare* auf *Batrachospermum. a* Endophyt, *p* Paraphysen.

Einen Übergang von Endoderma-ähnlichen Formen zu solchen, die das ganze Gewebe durchdringen, dürfte sodann Phaeophila Floridearum vermitteln, die von verschiedenen Autoren, zuletzt von HUBER, behandelt worden ist. Die unverkennbar zu den Chaetophoreen gehörige Alge lebt wie Microsyphar, Schmitziella usw. in der Membran von Cladophoren,

Chaetomorphen usw., dringt aber auch zwischen die Zellen von verschiedenen Florideen (Laurencia, Gracilaria, Chondriopsis, Melobesia usw.) ein. Das Eindringen erfolgt nach KIRCHNER fast genau wie bei Endoderma u. a. durch einen Keimschlauch, der eine leere Blase außerhalb der Wirtspflanze zurückläßt. Unsere Pflanze hält sich im wesentlichen in der äußersten epidermoidalen Rindenschicht, sie sendet aus dieser Haare an die Oberfläche, und wenn sie einzelne ihrer Zellen zu Sporangien umwandelt, so werden auch aus solchen farblose Fortsätze getrieben, welche die Entleerung der Schwärmer besorgen.

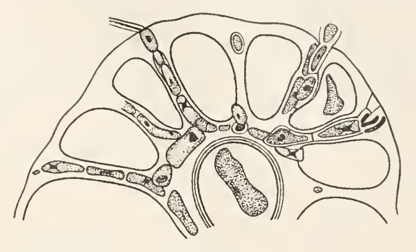


Fig. 758. *Chantransia immersa* n. ROSENVINGE auf *Polysiphonia.*

Wie Phaeophila an Endoderma, so schließt sich Microsyphar Porphyrae an Microsyphar Polysiphoniae (Fig. 755) an; während letztere nur in den oberflächlichsten Membranschichten ihres Wirtes gedeiht, geht erstere nach KUCKUCK durch die ganze Wirtspflanze hindurch (Fig. 759, *1*). In jungen Stadien freilich breitet sie sich nur auf einer Seite des Porphyra-Thallus subcuticular aus, später aber dringen Fäden quer

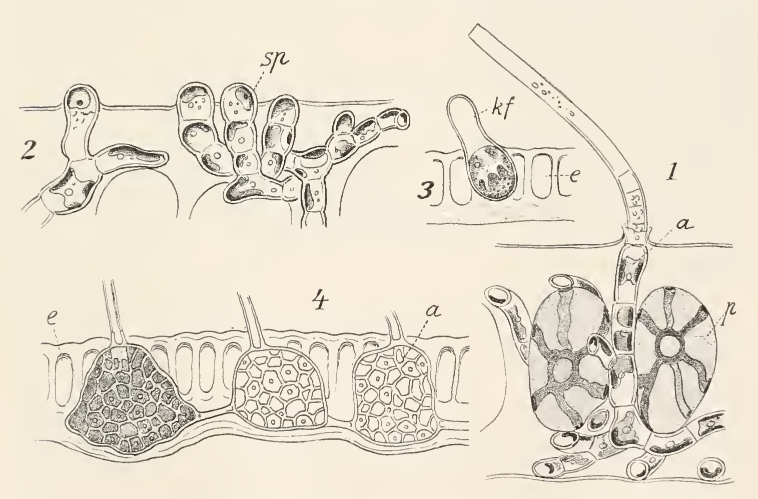



Fig. 759 n. KUCKUCK u. HUBER. *1 Microsyphar* (*a*) die Wirtspflanze *(Porphyra* [*p*]*)* durchwuchernd. *2* dies., Sporangien (*sp*) über die Oberfläche sendend. *3 Enteromorpha* (*e*) mit eindringendem Keimfaden (*kf*) von *Blastophysa*. *4* dies. (*e*) mit älterer *Blastophysa* (*a*).

durch den Thallus und entwickeln auf der anderen Seite desselben reich verzweigte Fadenmassen. Die Fäden suchen nach KUCKUCK bei ihrem Wachstum, besonders in der Querrichtung, die weichsten, gallertreichsten Partien auf. Die Sporangien treten einzeln oder in Gruppen unter Durch-

30*

brechung der Kutikula an die Oberfläche (Fig. 759, *2*); dasselbe erfolgt mit vereinzelten Haaren, welche über die Wirtspflanze hervorragen.

Hierher gehören auch einige von ROSENVINGE beschriebene Chantransien, welche (Fig. 758) die Sprosse von Rhodomelen kreuz und quer durchwachsen.

Ein Seitenstück zum Microsyphar ist in gewissem Sinne Blastophysa rhizopus Reinke, deren Vorkommen auf Enteromorpha compressa HUBER abbildete, nachdem sie REINKE in Hildenbrandia und den Sohlen von Dumontia gefunden. Die Keimfäden dringen (Fig. 759, *3*) zwischen den in einer Schicht gelegenen Zellen der Enteromorpha hindurch zur Innenseite vor, hier bilden sie teils die farblosen Fäden, teils die großen grünen Blasen. Letztere drängen die Zellen von Enteromorpha auseinander und entsenden die Zoosporen durch einen Fortsatz nach außen.

Microsyphar führt aber auch hinüber zu Phycocelis (Ectocarpus) aecidioides (Rosenv,) Kuckuck, einer Form, die zuerst ROSENVINGE beobachtete; ihr schließt sich mein Phycococelis (Ectocarpus) fungiformis an. Die erstgenannte Art lebt im Laube der Laminarien und sendet ihre Fäden durch die interzellulare Gallerte nach allen Richtungen hin. Unter den äußersten, epidermisähnlichen Rindenschicht bilden sich an gewissen Stellen reichliche Verzweigungen der Fäden, und später entstehen an diesen uni- oder plurilokuläre Sporangien, welche die Außenrinde abheben und dann durchbrechen, zerreißen usw. (Fig. 760, *1*, *2*). Da letztere aber seitlich neben den Sporangiensori erhalten bleibt, entsteht tatsächlich ein Bild, das sehr erheblich an Puccinien erinnert.

Solchen Phycocelis-Arten ähnelt dann SAUVAGEAUS Ectocarpus solitarius, und an Microsyphar Porphyrae erinnert desselben Autors Ectocarpus parasiticus (Fig. 760, *3*), welcher im Gallertgewebe von Cystoclonium, Gracilaria u. a. gefunden wurde. Die Algenfäden durchwachsen langgestreckt und mäßig verzweigt die zentralen Teile des Wirtes, dessen Zellen durch Gallerte relativ weit voneinander getrennt sind; später dringen sie gegen die Peripherie vor, die Verzweigungen werden reichlicher und dichter; endlich brechen zahlreiche Astenden aus der Oberfläche hervor (Fig. 760, *3*) und wandeln sich teils zu Haaren, teils zu Sporangien (plurilokulären) um.

Wenn bei Phycocelis die Sporangien in Gruppen, bei Microsyphar, Ectocarpus usw. aber einzeln aus der Wirtspflanze hervorbrechen, wenn Phaeophila seine Schwärmer durch farblose Fortsätze entleert, so sind das ja wohl Vorgänge, welche in erster Linie durch die Eigenart des Endophyten bedingt sind; indes dürfte auch hier schon der Wirt einen gewissen Einfluß ausüben, und in anderen Fällen ist es ganz evident, daß sich der Endophyt bei der Sporangienbildung der Eigenart der von ihm bewohnten Pflanze angepaßt hat. Ich beschrieb vor einiger Zeit ein Phaeostroma (Streblonema) aequale auf Chorda Filum, das auch KUCKUCK später wieder beobachtet hat. Die Fäden dieser Braunalge durchziehen das feste Gewebe der Chorda (Fig. 761, *1*), die Sporangien aber stehen zwischen den keuligen Assimilatoren (Paraphysen), sie erreichen dieselbe Höhe wie diese (Fig. 761, *2*) und sehen eigenen Organen der Chorda dermaßen ähnlich, daß BUFFHAM sie für die plurilokulären Sporangien dieses Tanges gehalten hat, wie KUCKUCK unzweifelhaft dartat.

Die Fruchtkörper endophytischer Algen brauchen aber durchaus nicht immer so winzig zu bleiben, wie bei den bislang erwähnten Arten. Schon

Thuret wies darauf hin, daß die Elachistea-Arten sich auf Cystosiren, Himanthalien usw. verankern, und Barton zeigte, daß die großen Knollen von Soranthera im Gewebe von Rhodomela Larix durch kriechende Fäden festgelegt werden. Ähnliches berichtet Rathbone für Myriactis. Sauvageau und Kuckuck haben dann für Elachistea und Cylindrocarpus nachgewiesen, daß die Fäden dieser Alge sich zunächst in dem Gewebe des Wirtes verbreiten wie Ectocarpus parasiticus u. a. Wie dieser dringen sie auch an die Oberfläche vor und bilden nur ganz kleine Räschen von kurzen Fäden, welche alsbald Sporangien tragen. In diesem Stadium möchte man

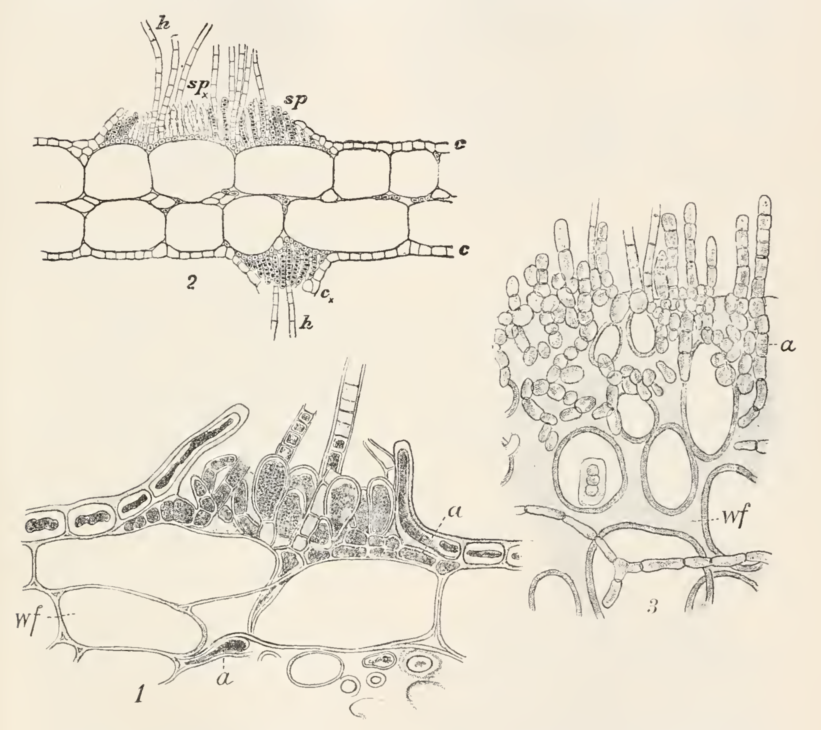



Fig. 760 n. Kuckuck, Sauvageau u. Rosenvinge. *1 Phycocelis aecidioides* mit unilokulären Sporangien. *2* dies., mit plurilokulären Sporangien. *3 Ectocarpus parasiticus.* *a* endophyt. Alge, *wf* Wirtspflanze, *h* Haare, *sp* Sporangien, *c* Oberhaut.

sie für gewöhnliche Ectocarpen halten, und das ist auch geschehen, Cylindrocarpus figuriert in der Literatur zum Teil als Ectocarpus investiens (**2**, 25).

Aus der „Ectocarpus-Form“ entwickeln sich erst später sukzessive die Polster der Elachistea, die Kugeln des Cylindrocarpus usw. Die erwähnten Formen vermitteln insofern einen Übergang zu den Parasiten, als Soranthera einzelne Zellen des Wirtes zerstört.

Der Algen, welche in ähnlicher Weise wie die vorhin geschilderten die Gallerte größerer Tange durchwachsen, gibt es offenbar eine große Zahl.

Wer einmal die derben Gewebe von Furcellaria, Gracilaria, Laurencia u. a., von Fucus, Laminaria usw. geschnitten oder das Laub von Delesserien, Nitophyllen, Porphyren usw. betrachtet hat, wird grüne, rote und braune Algenfäden kaum vermißt haben. Schon Kny hat auf solche Vorkommnisse hingewiesen und auch sonst sind in der Literatur mancherlei diesbezügliche Notizen vorhanden; doch scheint es mir nicht erforderlich, sie alle zu er-

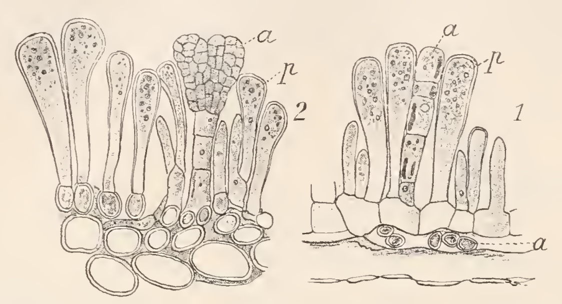



Fig. 761. *Phaeostroma aequale* in *Laminaria* n. Oltmanns. *1* jüngere, *2* ältere Stufe. *p* Paraphysen der *Laminaria*, *a* Algenfäden, resp. Sporangien.

wähnen, die meisten sind in den oben zitierten Arbeiten besprochen; ich verweise nur auf die Zusammenstellung von Möbius.

Wir erwähnten bislang nur Endophyten in Algen; es gibt aber deren auch in phanerogamen Wasserpflanzen. So dringt z. B. Stigeoclonium tenue nach Huber zwischen die Zellen von Lemna ein und füllt auch abgestorbene Wurzelzellen aus, ähnlich lebt Frankes Endoclonium polymorphum und andere Endoclonium-Arten, die, wie Huber hervorhebt, wohl noch erneuter Untersuchung bedürfen.

Die bekanntesten Phanerogamen-Endophyten sind sodann Chlorochytrium und Endosphaera, deren Lebenslauf bereits in **1**, 259 besprochen wurde. Hier brauche ich nur daran zu erinnern, daß die Keimlinge von Chlorochytrium Lemnae unter Spaltung der Zellwände des Wirtes zwischen die inneren Zellen vordringen (Fig. 762) und sich hier vergrößern. Dabei lassen sie, genau wie die Endodermen usw., eine leere Blase auf der Außenseite der befallenen Pflanzen zurück.

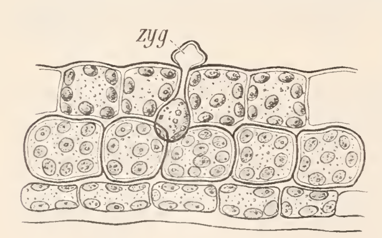



Fig. 762 n. Klebs. *Eremosphaera.* Zygote, in das Laub von *Potamogeton* eindringend.

Die Gattung Chlorochytrium ist in ihrer Lebensweise recht mannigfaltig. Einige Spezies leben in Tangen, z. B. Chlorochytrium inclusum nach Kjellman in Sarcophyllis, nach Freeman auch in Constantinea. Andere Arten dagegen finden sich in den Interzellularräumen von Pflanzen wie Peplis Portula, Mentha aquatica usw., welche auf feuchtem Boden leben. Darüber haben verschiedene Autoren berichtet, die bei Freeman aufgezählt sind. Dem Chlorochytrium ähnlich lebt auch Codiolum (1, 257). Alle solche Formen aber dürften den Übergang zu Phyllobium vermitteln, das wir weiter unten behandeln.

## c) Perforierende Algen.

### α) In Zellulosewänden.

Ein seltsames Plätzchen hat sich nach Huber, dessen Angaben Porter bestätigen konnte, das Endoderma perforans ausgesucht. Die Alge findet sich im Mittelmeer, wie in der Ostsee in stagnierendem brackischen Wasser und siedelt sich in abgestorbenen Blättern von Zostera und von Potamogeton pectinatus an, die ja so häufig durch Strömungen an stille Plätze geführt werden.

Die Fäden der Alge durchwachsen, von einem Punkt ausstrahlend, die Wände der Epidermiszellen (Fig. 763, *1*), dringen auch durch die Wände des abgestorbenen Mesophylls vor und kommen eventuell in der entgegen-

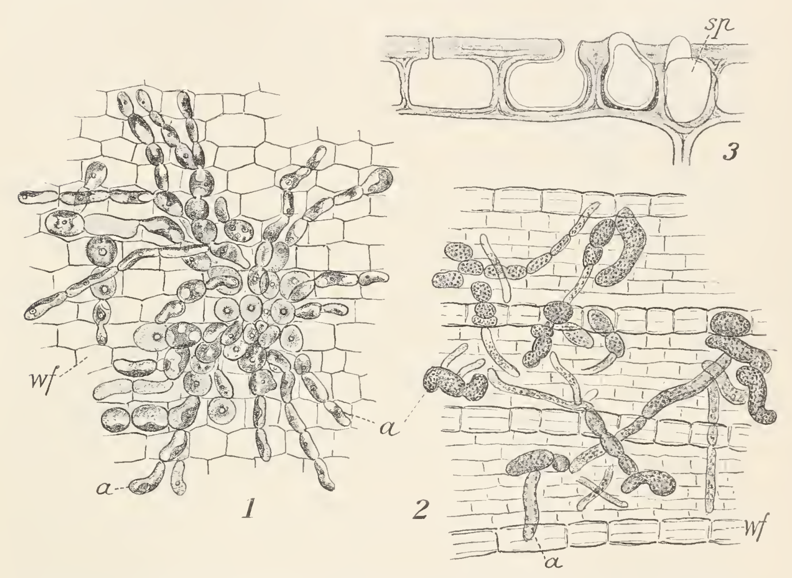



Fig. 763 n. Huber. *1 Endoderma perforans* (*a*) in toten Epidermiszellen von *Zostera* (*wf*). *2 Chaetosiphon* (*a*), Zellen und Interzellularen von *Zostera* (*wf*) durchwachsend. *3 Endoderma*, Sporangien (*sp*) in der Oberhaut von *Zostera*.

gesetzten Epidermis wieder zum Vorschein. Im toten Mesophyll haben die Zellreihen annähernd gleichmäßigen Durchmesser, in den Epidermiszellen aber erscheinen sie rosenkranzförmig, weil die Zellen sich stark verschmälern, wenn sie eine Zellwand passieren, aber wieder aufschwellen, wenn sie das Lumen der Zelle erreicht haben. Der Durchbruch von einer Zelle zur anderen dürfte vielfach unter Benutzung der Tüpfelkanäle erfolgen. Ob das aber notwendig ist, bezweifle ich. Im allgemeinen beherbergt jede Epidermiszelle ein Glied des Endophyten, doch sind natürlich Abweichungen vorhanden. Für die Mesophyllzellen gilt diese Regel nicht.

Die Sporangien entstehen in den Epidermiszellen, die Schwärmer werden durch einen halsartigen Fortsatz frei, welcher durch die Außenwand der Wirtszelle getrieben wird (Fig. 763, *3*).

In den gleichen Blättern kommt nach HUBER auch Chaetosiphon vor und lebt in der gleichen Weise. Wie aus der Fig. 763, *2* ersichtlich ist, kehren auch hier die Einschnürungen beim Durchtritt durch die Membranen wieder.

Der reich verzweigte Thallus ist aber hier ein einheitlicher Schlauch ohne Querwände, welcher zahlreiche große Zellkerne und viele scheibenförmige Chromatophoren mit je einem Pyrenoid führt — ganz wie Bryopsis oder Derbesia. Einige der äußersten Zweigspitzen treten als Haare über die Oberfläche (Fig. 764, *1*). Zoosporen mit zwei Wimpern entstehen in nach auswärts gerichteten Schlauchenden, welche zuvor durch eine Querwand abgetrennt wurden (Fig. 764, *2*).

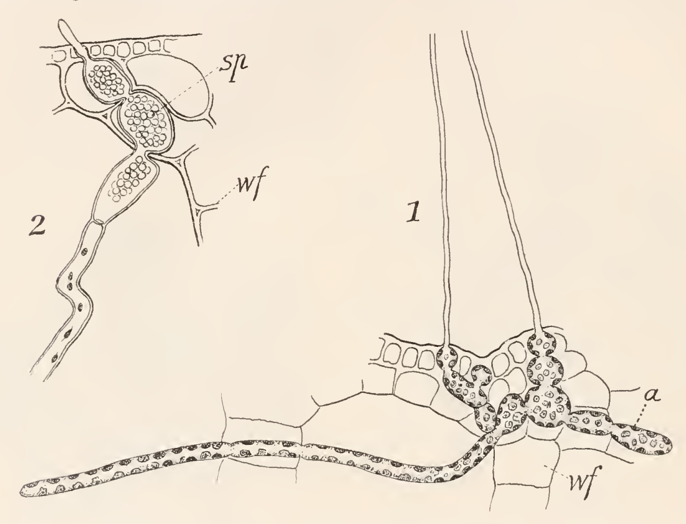



Fig. 764. *Chaetosiphon* n. HUBER. *1* Fäden (*a*) im Gewebe des Wirtes (*wf*). *2* Sporangien (*sp*). Wirtspflanze (*wf*).

In Ermangelung von etwas Besserem kann man Chaetosiphon zu den Siphoneen zählen. Nähere Anknüpfungspunkte hat sie unter diesen aber ebensowenig wie Derbesia.

### *β*) In Gestein und in Kalkalgen.

In zahlreichen Schriften werden niedere Organismen beschrieben, welche Kalk lösen. Sie kommen in und auf Gestein der verschiedensten Art vor, auf Molluskenschalen, auf Corallineen usw.

Über korrodierende Blaualgen sind Angaben in den verschiedensten noch zu erwähnenden Schriften vorhanden, einen besonders klaren Fall behandelt BACHMANN. Chroococcus ätzt in das Kalkgestein der Churfirsten usw. trichterförmige Vertiefungen, die sich später auch wohl zu größeren Löchern vereinigen. Organische Säuren sollen den Kalk lösen; die dabei frei werdende $CO_2$ schafft Kalziumbikarbonate, die dann durch Wasser fortgespült werden.

Daran reihen sich die Furchensteine der Süßwasserseen. FOREL hat sie eingehender behandelt (s. a. KIRCHNER und SCHROETER, BAUMANN, CHODAT);

neuerdings bearbeitete sie unter Berücksichtigung der Literatur BOYSEN JENSEN. Die aus Kalk bestehenden Gerölle im Genfer See, Bodensee, in nordischen Seen usw. tragen einen Überzug von Scytonemeen, deren Fäden, dicht gedrängt, senkrecht zur Gesteinsoberfläche stehen und meist durch Kalk mehr oder weniger fest verkittet sind. In dieser Masse verlaufen mäandrische Gänge. FOREL u. a. ließen sie durch Tiere entstehen, welche sich durch die aufrechten Fadenmassen hindurchfressen.

Nach dem Abputzen jenes Überzuges bleiben Ätzfiguren im Stein übrig, welche den Gängen im ersteren entsprechen. JENSEN zeigt nun (s. a. CHODAT), wie jene auch dort entstehen, wo der Scytonema-Überzug fehlt. Hier siedelt sich eine Nostoc-Art an, ätzt zunächst zahlreiche runde Vertiefungen in den Stein, und diese vereinigen sich dann unregelmäßig zu Gängen. So an den Seiten der Steine, welche im Schatten liegen. Die Flächen, welche vom grellen Licht getroffen werden, bedecken sich zunächst mit dem Scytonema-Überzug und dann erst beginnen die Nostoc ihre Arbeit in deren Schatten. Die fädigen Blaualgen können sich bald nur noch auf den Kämmen zwischen den Vertiefungen halten.

In Kalkgestein, in tote Schalen von Muscheln und Schnecken gräbt sich auch Hyella ein (HUBER, JADIN, LEHMANN).

Unter den eigentlichen Algen sind nicht wenige, die sich mit ihren basalen Teilen in Kalkmassen einbohren. Eine der nettesten Formen dieser Art ist Halicystis. Nach KUCKUCK versenken sich deren Wurzelfortsätze in das lebende Gewebe von Lithothamnion; dieses aber beginnt zu wuchern und stellt Becherchen um die Basis der Blasen her (1, 365).

Die oben für Endoderma perforans gegebene Beschreibung paßt in mehr als einer Beziehung für die Algen, welche in den Schalen der Mollusken leben. Nach mancherlei Andeutungen in der älteren Literatur haben BORNET und FLAHAULT zuerst eine exakte Beschreibung solcher Formen geliefert, und zwar studierten sie besonders Gomontia polyrrhiza (von LAGERHEIM zuerst beschrieben). Die Alge lebt in den leeren Schalen verschiedener Weichtiere, welche sich ja so häufig am Meeresboden finden, dürfte aber auch in anstehendes Kalkgestein eindringen, nur ist sie hier schwerer zu finden. Sie bildet grünliche Flecken, welche nicht durch einfaches Abputzen zu beseitigen sind, wie das mit mancherlei anderen Algenkrusten der Fall ist.

Bei genauerer Untersuchung findet sich unmittelbar unter der Oberfläche der Schalen ein Lager reich verzweigter Fäden (Fig. 765, *1*), von diesen dringen zahlreiche Äste tiefer in die Schalenmasse ein, und eine Anzahl derselben wächst vollends bis zur entgegengesetzten Schalenfläche durch, um sich dicht unter derselben wieder zu einem reich verzweigten Lager auszugestalten. Der Kalk wird dabei natürlich aufgelöst, und wenn viele Fäden sich dicht berühren, entstehen anfangs kleinere, später größere Höhlungen; damit wird natürlich das Nötige zur vollständigen Zerstörung solcher Schalen beigetragen.

Die Fortpflanzung der Gomontia geschieht aus Sporangien, welche einseitige Ausstülpungen eines Fadens gegen die Schalenmitte hin darstellen. Anfangs noch einigermaßen regelmäßig zylindrisch werden die Sporangien später zu fast abenteuerlichen Gebilden (Fig. 765, *2*), welche Rhizoiden aussenden und durch Fortsätze (Fig. 765, *3*) mit verdickten Wänden wie durch Füße getragen werden. Die in den Behältern gebildeten Zoosporen, deren Entleerungsweise noch unbekannt ist, sind von verschiedener Größe (Makro- und Mikrozoosporen), sie besitzen zwei Cilien und keimen eventuell direkt zu Fäden aus, welche wieder in Schalen eindringen. Neben solchen Fortpflanzungsorganen werden in ähnlichen Behältern Aplanosporen gebildet.

Diese liefern bei der Keimung auf der Oberfläche der Schalen Zellen von Form der Sporangien, jedoch etwas kleiner, und aus diesen können entweder Schläuche hervorgehen, welche in die Schalen eindringen; oder es können in ihnen von neuem Aplanosporen entstehen. BORNET und FLAHAULT beschreiben das genauer. Diese Autoren, wie auch WILLE, ziehen die Alge zu den Cladophoreen. Allein nach NADSON hat jede Zelle nur einen Kern, und so darf man unsere Alge getrost mit ihm zu den „vielseitigen" Chaetophoreen rechnen.

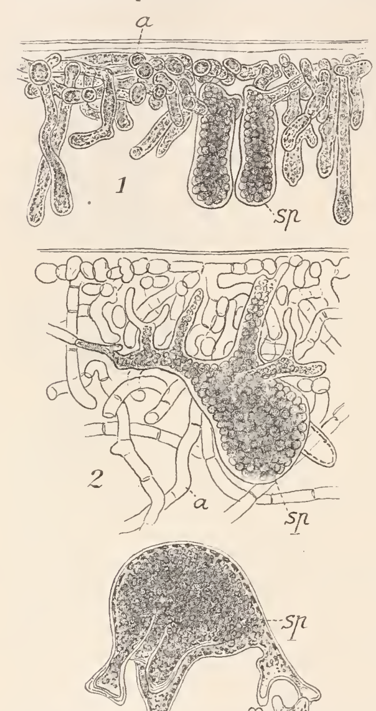



Fig. 765. *Gomontia polyrrhiza* n. BORNET u. FLAHAULT. *1, 2* Algenfäden (*a*) und Sporangien (*sp*) unter der Schalenoberfläche. *3* einzelnes Sporangium (*sp*).

An Gomontia polyrrhiza schließen sich andere von CHODAT neu gefundene Arten derselben Gattung, sowie ältere Formen an, welche zum Teil unter dem Namen Siphonocladus gingen. Ferner gehört hierher CHODATS Gongrosira codiolifera, die im Süßwasser unter Korrosion von Kalkgestein gedeiht, und endlich Ostreobium Queketii BORN. und FLAHAULT, das nach NADSON mit Conchocoelis (s. a. BATTERS) identisch ist. Die Alge bildet in den äußeren Schichten des Substrates anastomosierende Netze. Sie ist wohl mit Chaetosiphon und Phyllosiphon (WILLE) verwandt, denn die Schläuche sind vielkernig. Fossile Formen beschrieb PRATJE (s. a. CAYEUX).

Manche andere Einzelheiten können füglich übergangen werden. Biologisch reihen sich Chantransia-Fäden an, welche HUBER und JADIN in verlassenen Gehäusen von Helix nachwiesen, sowie einige Pilze (Ostracoblabe) mit dem gleichen Lebenswandel. Von letzterem freilich meldet CHODAT, daß er mit den Algen eine Symbiose eingehe, gleichsam eine Flechte im statu nascendi repräsentiere. BACHMANN machte über Kalkflechten zahlreiche Angaben.

CAYEUX wies von perforierenden Algen veranlaßte Gänge in Fossilien nach. Saßen diese z. B. in Muschelschalen oder anderen Kalkgehäusen, so mußten sie auch mit diesen der Nachwelt überliefert werden.

Von großem Interesse ist die von CHODAT beschriebene Foreliella perforans, denn sie findet sich in den Schalen l e b e n d e r Anodonta im Genfer See. Es sei daran erinnert, daß diese Schalen außen eine Kutikularschicht von mäßiger Dicke führen, auf diese folgt eine Säulchenschicht (*s-sch,* Fig. 766), und letztere wird nach innen abgelöst durch eine Blätterschicht (*bl-sch.*) von erheblicher Dicke. Die Schale enthält bekanntlich neben Kalk Chitinmassen.

Das alles wird nun von der Alge durchsetzt. In der Kutikularschicht (Fig. 766, *1*) besteht diese aus reich verzweigten, kurzgliederigen Fäden mit häufig verschleimter Membran, diese setzen sich in mehr gestreckter Form in die Säulenschicht fort, verzweigen sich hier und durchwachsen dieselbe teils parallel, teils schief zu den Säulchen (Fig. 766, *1*). In der Blätterschicht, welche senkrecht zur Schichtung durchdrungen wird, erscheinen die Fäden recht dünn (Fig. 766, *2, 3*), nur an den Enden, welche mit der inneren Kutikularschicht in Berührung kommen, findet eine Erweiterung, verbunden mit Membranverdickung usw., statt (Fig. 766, *3*). In der Innenkutikula können noch Zweige auftreten, welche parallel zu dieser sich ausbreiten.

Zwecks Fortpflanzung werden Endzellen der kurzen Zweige in der äußeren Kutikula zu Sporangien.

Über das Eindringen der Keimlinge in die Schalen ist nichts bekannt, doch macht CHODAT darauf aufmerksam, daß die Muschel sich halb in den Boden des Sees eingesenkt findet, und daß die Foreliella sich mit Vorliebe an der Grenze des freien und bedeckten Teils der Schalen ansiedelt. Er schließt daraus auf eine Infektion aus dem Boden. Das muß wohl noch geprüft werden.

Unsere Alge, die man in Ermangelung von etwas Besserem mit Gomontia zusammenstellen mag, ähnelt einem Parasiten weit mehr als Gomontia, trotzdem glaube ich, daß sie verhältnismäßig harmlos ist und höchstens zu den Wohnparasiten gezählt werden darf.

Als solche müssen auch wohl die Algen angesprochen werden, welche die Haare von Faultieren bewohnen. WELCKER und KÜHN beobachteten sie zuerst, WEBER VAN BOSSE beschrieb sie genauer.

Die Haare von Bradypus erscheinen häufig auf ihrer dem Licht zugekehrten Seite grünlich. Die Färbung rührt von einer grünen Alge, Trichophilus, und von einer violetten, Cyanoderma, her. Trichophilus wächst nur in den oberflächlichen Schichten der Haare

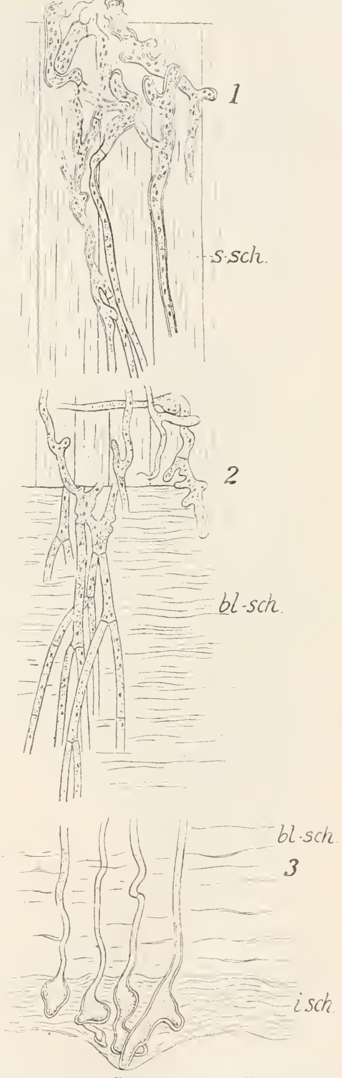



Fig. 766 n. CHODAT. *Foreliella perforans*, die Schalen der *Anodonta* durchwachsend. *s-sch* Säulenschicht, *bl-sch* Blätterschicht, *isch* Innenschicht.

(Fig. 767, *2 gr. a.*) und steht sowohl vermöge dieser Lebensweise als auch vermöge ihrer Fortpflanzung dem Endoderma sehr nahe. Cyanoderma

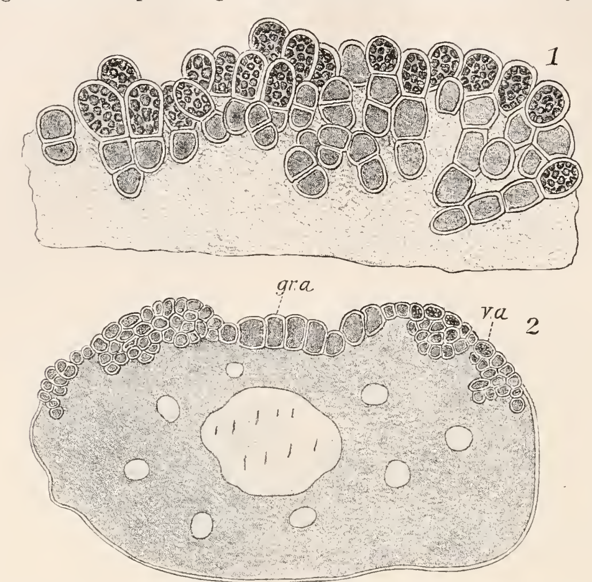



Fig. 767. Haare von *Bradypus* im Querschnitt n. WEBER VAN BOSSE. *1* mit der violetten Alge allein. *2* grüne (*gr.a*) und violette Alge (*v.a*) zusammen.

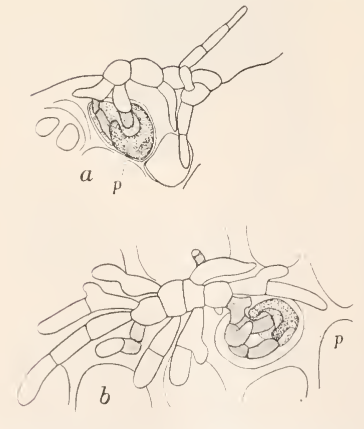



Fig. 768. *Chantransia cytophaga* parasitisch auf *Porphyra* n. ROSENVINGE. *a* am Rande. *b* auf der Fläche des Thallus. *p* Plasma der Wirtszelle.

(Fig. 767, *2, v. a.*) dringt tiefer ein, bietet aber in ihrer Wachstumsweise nichts Besonderes gegenüber Foreliella usw. Die Fortpflanzung erfolgt durch „Coccogonidien", welche in besonderen Behältern (Fig. 767, *1*) gebildet werden, man darf aber das Pflänzchen deshalb kaum zu den Cyanophyceen rechnen; denn HIERONYMUS gibt an, daß die Zellen der Fäden einen Kern und Chromatophoren besitzen. Sonach könnte man jene Coccogonidien auch als Aplanosporen ansehen und die Pflanze den grünen Algen zuzählen. Aber viel gewonnen ist damit auch nicht.

An die erwähnten werden sich noch mancherlei andere Formen anreihen, die wir hier mangels genügender Untersuchung übergehen.

## 3. Parasiten.

Manche Algen begnügen sich nicht mit einem relativ harmlosen Durchwachsen der Gallerte ihres Wirtes, wie es die Endophyten tun, sie bedingen auch Aussaugung und Abtötung von Zellen in verschiedenem Umfange und müssen dann als Parasiten betrachtet werden.

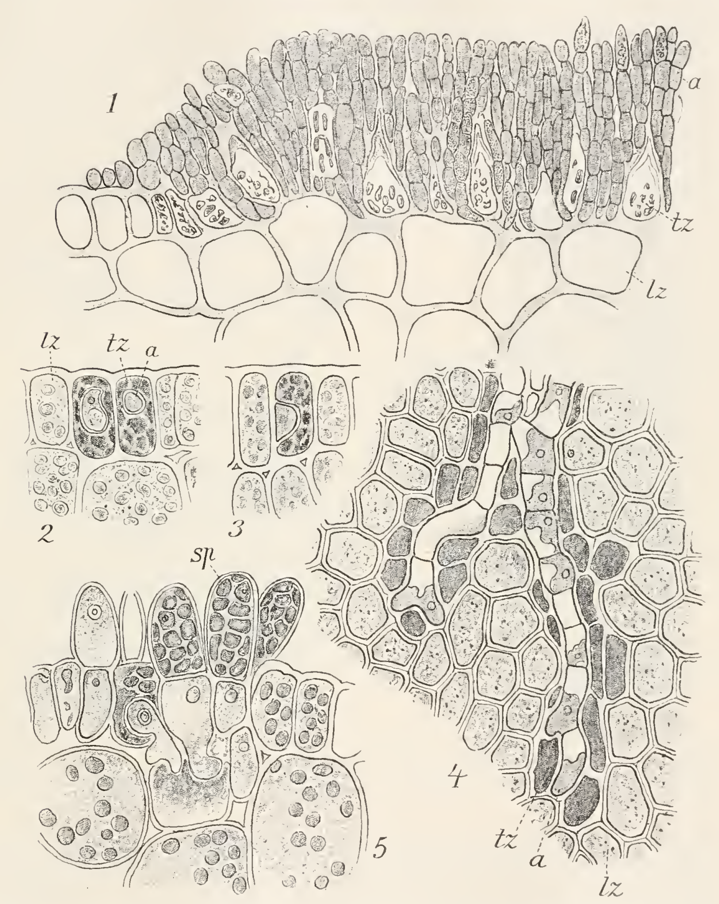



Fig. 769 n. OLTMANNS. *1 Ulvella fucicola* Rosenv. *2—5 Acrochaete parasitica. 2, 3* Algenfäden (*a*) im Gewebe (Querschnitt). *4* dies., von der Fläche des Thallus aus gesehen. *5* dies., Sporangien (*sp*) bildend. *lz* lebende, *tz* tote Zellen, *a* Algenfäden.

Einen der vielen Übergänge vom Epiphytismus zum Schmarotzertum stellt ROSENVINGES Chantransia cytophaga dar. Sie wächst unter den Kutikularschichten von Porphyra, entsendet aber in einzelne Zellen der letzteren Fortsätze (Fig. 768), welche den Haustorien der Pilze verzweifelt

ähnlich sehen. Ob die Schädigung der gesamten Wirtspflanze eine große sei, mag dahingestellt sein.

### Chaetophoreen.

In mäßigen Grenzen hält sich der Parasitismus auch noch bei der Ulvella fucicola ROSENVINGES, die auch ich später auffand. Die jungen Scheiben dieser Grünalge leben lange rein epiphytisch, im Alter aber entsenden sie Fortsätze in das Fucus-Gewebe, drängen die peripheren Zellen desselben auseinander, töten sie und schließen sie ein (Fig. 769, *1*). Ähnlich lebt KUCKUCKS Rhododermis. Etwas ärger treibt es schon die von mir entdeckte Acrochaete parasitica, deren Fäden in den äußersten Zellschichten von Fucus leben. Sie drängen zunächst die Zellen auseinander, töten aber dann fast alle, welche mit ihnen in Berührung stehen (Fig. 769, *4*). Solchermaßen zugrunde gerichtete Elemente können dann auch von Zweiglein und Fortsätzen der Alge durchwachsen werden (Fig. 769, *2, 3*). Ob die Abtötung durch den ausgeübten Druck allein erklärt werden kann, ist mir zweifelhaft, Gift- und Enzymwirkungen müssen doch auch wohl eine Rolle spielen, letztere besonders da, wo es sich um die Durchbohrung toter Zellen handelt.

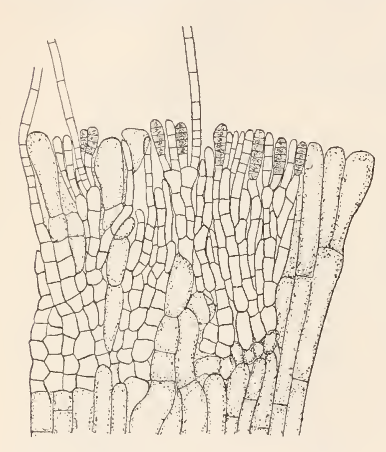


Fig. 770. *Streblonema inclusum* auf *Fucus vesiculosus* n. KYLIN.

### Braunalgen.

Ganz ähnlich wie Acrochaete lebt das von KYLIN beschriebene Streblonema inclusum (Fig. 770): indem es kaum über die Oberfläche des befallenen Fucus hervortritt, erinnert es an Streblonema aequale (S. 470).

Eine Zerdrückung und Abtötung der Zellen des Wirtes besorgt in höherem Maße Phaeostroma parasiticum (BÖRGESEN) und noch mehr leisten wohl in diesem Punkt Sphacelaria caespitula LYNGBYE, Sphacelaria pulvinata Hook. und Harv. nach REINKE. Die kriechenden Fäden dieser Alge verdrängen an den befallenen Stellen einen großen Teil des Gewebes von Carpophyllum, Cystophora u. a., die Reste schließen sie als braune Massen ein.

Große Störungen im Gewebe von Laminaria Cloustoni und Saccorrhiza bulbosa ruft zweifellos die Sphacelaria caespitula Lyngb. hervor. REINKE beschreibt (Fig. 771, *2*), wie derbe parenchymatische Massen unregelmäßig in die Wirtspflanze eindringen und die Zellen auseinander zwängen, vermutlich auch partiell zerstören.

Über die Oberfläche der befallenen Pflanze treten fast nur die Langtriebe mit den Sporangien hervor.

Manche andere Sphacelarien verhalten sich offenbar ähnlich. (SAUVAGEAU, CHEMIN.) Nach REINKE ist ihr Gewebe in demjenigen der Wirtspflanze leicht an der Schwarzfärbung zu erkennen, welche ja alle Sphacelarien durch Eau de Javelle erfahren. SAUVAGEAU freilich gibt an, daß die sich schwärzende

Sphacelaria-Substanz von den Parasiten auch in die befallenen Sprosse, z. B. Cystosira, eindringe. Hier ist sie in der Mittellamelle der fraglichen Zellen nachweisbar.

Die erwähnten Sphacelarien leiten bequem hinüber zu den bekannten

**Chroolepideen.**

Die Schwärmer von Cephaleuros parasiticus gelangen nach Karsten durch Regen in die Atemhöhle jüngerer oder älterer Blätter von Calathea, Pandanus usw.; Vertiefungen, Skulpturen und ähnliches an den Spaltöffnungen selber erleichtern das Eindringen. Die Schwärmer wachsen zu




Fig 771 n. Reinke. *1 Sphacelaria pulvinata. 2 Sph. caespitula. a* Parasit, *wf* Wirtspflanze, *tz* tote Zellen.

Fäden aus, welche die Epidermis abheben und auch in die Zellen derselben einwachsen. Die so entstehende Scheibe wird mehrschichtig und entsendet Fortsätze, welche das ganze Blatt durchsetzen (Fig. 772). Die Alge ist nach außen hin noch von der Kutikula des Wirtes bedeckt, diese aber wird durchbrochen, wenn Haar- resp. Faden-Büschel hervortreten, welche die Sporangien tragen. Von der Alge muß ein „Giftstoff" ausgehen; die sie begrenzenden Blattzellen werden schwarz und sterben ab.

Cephaleuros Mycoidea verhält sich, wie manche andere Arten der Gattung, der vorigen Art ähnlich. Am weitesten im Parasitismus vorgeschritten dürfte Wents Cephaleuros Coffeae sein, welcher Coffea liberica, aber nicht Coffea arabica befällt. Die Alge bildet unter der Kutikula eventuell auch zwischen

und unter den Epidermiszellen unregelmäßig verflochtene Fäden, welche zu einer Art Lager zusammenschließen. Sie durchwachsen das ganze Blatt, besonders auch das Schwammparenchym. Schließlich brechen auf Ober- und Unterseite — hier aus den Spaltöffnungen — Fäden heraus, welche Sporangien tragen. Die Alge wirkt auf das Blattgewebe ebenso wie viele Pilze auf ihren Wirt: dasselbe bildet nämlich ein kompaktes Abschlußgewebe gegen das Vordringen der Cephaleuros-Fäden aus.

### Protococcoideen.

Wie unter den Sphacelariaceen und Chroolepideen sich einzelne Gattungen resp. Arten aufs Schmarotzen verlegt und auf Grund solcher Lebensweise spezifische Formen angenommen haben, so haben sich unter den Protococcoideen die Phyllobiaceen eigenartig entwickelt. In dieser Familie bilden Phyllobium, Scotinosphaera und Rhodochytrium eine Reihe. Während bei der erstgenannten Gattung eigentlich nur von einem Endophytismus gesprochen werden kann, den wir ebensogut schon früher hätten behandeln können, liefert uns Rhodochytrium eins der wenigen Beispiele von Algen, welche auf Grund ihres Parasitis mus farblos geworden sind. Klebs und Lagerheim haben die Dinge studiert.

Allen Gattungen gemeinsam sind große, derbwandige Zellen, welche meist ausdauern und zu gegebener Zeit Gameten oder Zoosporen bilden. Die großen Zellen entstehen bei Phyllobium und Rhodochytrium meistens an mycelartigen Schläuchen, bei Scotinosphaera ohne solche.

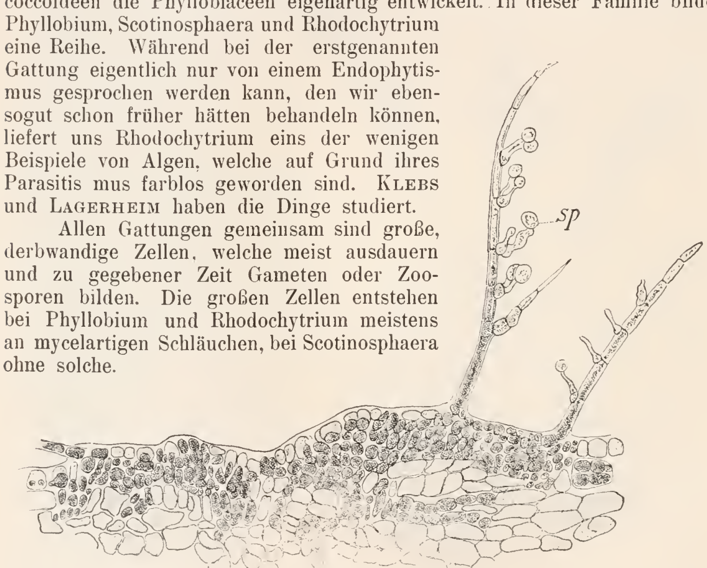



Fig. 772 n. Karsten. *Cephaleuros minimus* im Blattgewebe von *Zizyphus*. *sp* Sporangien.

Die typische Art, Phyllobium dimorphum, findet sich besonders auf Lysimachia nummularia, und zwar meistens in toten Blättern, seltener in lebenden. Es liegen in den Gefäßbündeln, diese oft aus einander drängend, große, mit derber Wand umgebene Dauerzellen (*g* Fig. 773, *1*), die wir gleich Gametangien nennen wollen. Sie finden sich vom Oktober an bis zum Mai—Juni. Um diese Zeit pflegen die Standorte (z. B. am Rhein) überflutet zu werden und alsdann beginnt die Bildung von Gameten, welche auch in der Kultur leicht durch Übergießen der Blätter mit reichlichem Wasser zu erzielen ist.

In den großen Dauerzellen findet sich reichlich Hämatochrom, welches bei der Schwärmerbildung in der Mutterzelle zurückbleibt. Die Gameten — mit einem Chromatophor und zwei Cilien versehen — treten an einer

präformierten Stelle aus, gelangen ins Wasser und kopulieren (Fig. 773, *4*, *5*). Hierbei zeigt sich, daß nur die Zellen verschiedener Herkunft sich mit einander vereinigen, und daß außerdem an jedem verschmelzenden Paar ein größerer und ein kleinerer Gamet leicht unterscheidbar ist. Wir haben also hier eine weit höher entwickelte Sexualität als bei dem wohl nahe verwandten Chlorochytrium. Als Kuriosum sei erwähnt, daß die resultierende Zygote meist nur zwei Cilien hat, es muß demnach wohl ein Paar (vom Männchen?) verschwinden.

Die beweglichen Zygoten dringen nun in die Spaltöffnungen von Lysimachia Nummularia ein, umgeben sich dort mit Membran und senden einen Schlauch (Fig. 773, *1*, *3*) durch die Interzellularen bis an oder in ein

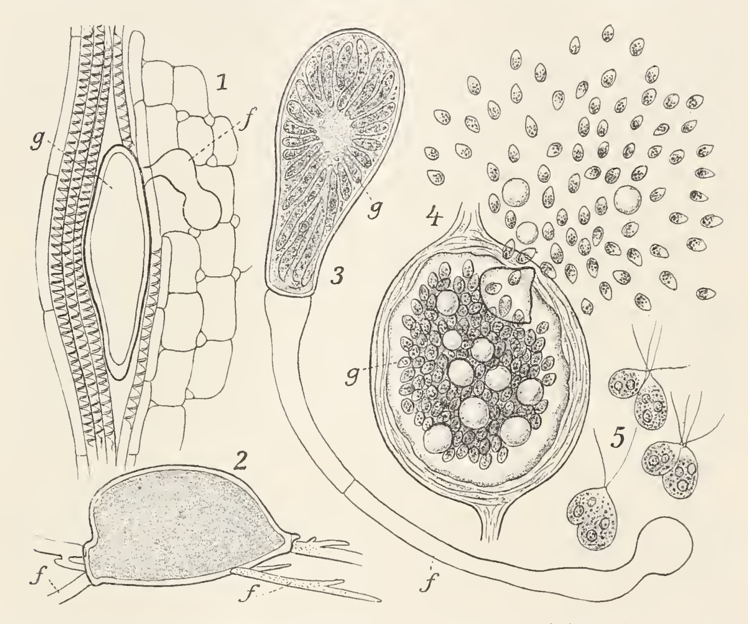



Fig. 773. *Phyllobium dimorphum* n. KLEBS. *1* Gametangium im Gefäßbündel von *Lysimachia nummularia*. *2* dass., frei präpariert. *3* Gametangium an einem leeren Keimfaden. *4* dass., Gameten entleerend. *5* Gameten in Kopulation. *g* Gametangium. *f* Faden.

Gefäßbündel. Hier findet vielfach reiche Verzweigung des Algenschlauches (Fig. 773, *2*) statt, der zwischen den Gefäßen fortwächst, diese auseinander drängend.

Das ursprünglich in der membranumhüllten Zygote vorhandene Plasma wandert mit Chromatophoren usw. nach innen und läßt die ältesten Teile des Schlauches leer zurück (Fig. 773, *3*), eventuell gliedert es sich einmal durch eine Wand von den leeren Teilen ab. Im Innern der Wirtspflanze aber findet sich in den verzweigten Schläuchen reichliches Plasma mit Stärke usw., welches späterhin zur Dauerzellbildung (Gametangien) verwendet wird. Diese erfolgt dadurch, daß der Schlauch an einer Stelle anschwillt, die vorhin erwähnten Massen wandern in die Anschwellung ein und werden dann

durch Zellwände gegen die Schläuche abgegliedert. Schließlich umhüllt eine derbe Membran das ganze so entstandene Gametangium, welches im Freien vom September bis Mai—Juni zu ruhen pflegt, um dann Gameten zu bilden.

Nicht immer sind die in die Gefäße eindringenden Schläuche so lang wie beschrieben wurde, sie bleiben häufig auch kürzer, ja in vielen Fällen ist der farblose Faden völlig unverzweigt und stellt einen einfachen Verbindungsstrang zwischen der ursprünglichen Zygote in der Spaltöffnung und der großen Zelle im Gefäßbündel dar. Aber auch diese letzteren gehören zu denjenigen, welche Klebs als große Dauerzellen bezeichnet.

Neben diesen kommen kleine Dauerzellen zur Entwicklung, wenn die Blätter der Lysimachia von sehr zahlreichen beweglichen Zygoten gleichzeitig befallen werden oder unter äußeren Bedingungen; dann bilden sich in den Atemhöhlen usw. einfache kugelige Körper mit dicker Haut und ähnlichem Inhalt wie in den Gametangien, ohne daß eine Schlauchbildung sich vollzöge. Diese kleinen Dauerzellen liefern relativ große Zoosporen, welche direkt keimten und wieder kleine Dauerzellen bildeten; die Schläuche mit Gametangien ließen sich bislang aus ihnen nicht wieder erzielen.

In den jungen Gametangien von Phyllobium dimorphum sind (Fig. 773, *3*) die Chromatophoren in größerer Anzahl vorhanden und weisen eine radiäre Anordnung auf, welche später freilich unkenntlich wird oder verschwindet, wenn Massen von Hämatochrom neben Stärke usw. sich aufspeichern.

Eine ähnliche Anordnung besitzen die Chloroplasten bei Phyllobium incertum Klebs (in Gras- und Carex-Blättern), sowie bei Scotinosphaera (in Hypnum, Lemna usw.), und das ist in Verbindung mit ihrer Lebensweise der nächste Grund, sie zu dem Phyllobium dimorphum in Beziehung zu setzen. Im übrigen aber entsprechen die bislang von diesen Algen bekannt gewordenen Stadien wohl am meisten den kleinen (ungeschlechtlichen) Dauerzellen von Phyllobium. Wie diese sind die gleichnamigen Organe der Scotinosphaera ohne oder fast ohne Infektionsschlauch, und hier wie dort werden nur ungeschlechtliche Schwärmer entwickelt, welche bei Scotinosphaera in jedem Jahr neue Dauerzellen erzeugen.

An Phyllobium, dessen vortreffliche Anpassung an die Standortsverhältnisse seines Wirtes resp. an dessen halb amphibische Lebensweise auf der Hand liegt, muß man wohl das chlorophyllfreie Rhodochytrium anschließen, dessen Entwicklung v. Lagerheim wenigstens in seinen Hauptpunkten feststellte. Die Pflanze schmarotzt in Chile, Ecuador usw. auf der Composite Spilanthes, in Nord-Amerika auf Ambrosia (Atkinson). Die Zoosporen oder Zygoten keimen nur auf der Epidermis der genannten Pflanzen und treiben wie Chlorochytrium einen Keimschlauch zwischen zwei Epidermiszellen hindurch. Der Schlauch dringt gegen die Gefäßbündel, besonders die des Blattes, vor und verzweigt sich reichlich unter Umspinnung der Gefäße.

Ist das geschehen, so vergrößert sich der ursprüngliche Keimschlauch zu einem kugeligen Körper, in welchen alles Material aus dem gesamten, ungegliederten Schlauchsystem einwandert. Abschluß dieser Kugel gegen die Schläuche, Ansammlung von Stärke und von Hämatochrom erfolgt fast genau wie bei Phyllobium. Jene Kugeln entsprechen den großen Dauerzellen (Gametangien) von Phyllobium. Sie bilden chlorophyllfreie Schwärmer mit zwei Cilien, welche am Vorderende Hämatochrom führen. Die Schwärmer keimen direkt oder kopulieren wie normale Algengameten. Zygoten sowohl wie Schwärmer keimen in der gleichen Weise.

Neben diesen Gametangien, welche wohl jederzeit zur Schwärmerbildung schreiten können, finden sich noch „Dauersporangien“, welche jeden-

falls längere Zeit ruhen müssen, ehe sie keimen. Darüber ist indes näheres nicht bekannt. Da sie auch an verzweigten Schläuchen sich entwickeln, kann man sie kaum mit den kleinen Dauerzellen von Phyllobium parallelisieren.

**Phyllosiphon.**

Parasiten auf Landpflanzen sind sodann die Phyllosiphon-Arten. Phyllosiphon Arisari, über welches Kühn, Franke, Just, Schmitz, v. Lagerheim, Buscalioni und [Nicolas] berichtet haben, parasitiert in Italien und den angrenzenden Mittelmeergebieten häufig auf dem dort verbreiteten Arisarum vulgare, kommt auch gelegentlich auf Arum maculatum vor (Maire). IhrAuftreten wird sehr bald erkennbar an den großen gelben Flecken, welche sie auf den Blättern hervorruft.

Phyllosiphon asteriforme von Tobler in Ostafrika (Amani) entdeckt, bildet sternförmig gezeichnete gelbliche Flecken in den Blättern von Zamioculcas zamiifolia, die gleichzeitig an den befallenen Stellen anschwellen.

In den Flecken strahlen reich (dichotom?) verzweigte Fäden nach allen Richtungen von einem Punkt in der Mitte aus. Sie durchwuchern die Interzellularen des Blattes, ohne in die Zellen selbst einzudringen; aber sie töten

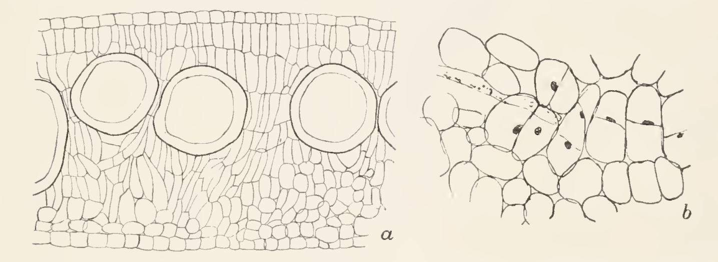



Fig. 774. *Phyllosiphon asteriforme* n. Tobler. *a* Querschnitt des Blattes von *Zamioculcas.* b Zellteilungen vor den wachsenden Spitzen des *Phyllosiphon.*

diese schließlich und führen damit das Vergilben der infizierten Stellen herbei. Dem geht bei Ph. asteriforme meistens eine wiederholte Teilung der Zellen voraus, welche in der Nähe der wachsenden Fadenspitzen liegen (Fig. 774, *b*). Schließlich durchziehen (Fig. 774, *a*) sehr dickwandige weitlumige Schläuche die befallenen Blatteile.

Der Schlauchinhalt erscheint an der Spitze farblos, weiter rückwärts aber grün. Hier lassen sich dann auch zarte, später derber werdende Chromatophorenplättchen nachweisen. Die Kerne an den wachsenden Fadenspitzen sind relativ groß, weiter rückwärts aber werden sie durch wiederholte Teilung, die nach Buscalioni und Tobler eigenartig wäre und einer Fragmentation gleichkäme, kleiner. Damit im Zusammenhang steht, daß das Plasma an den Spitzen große Vakuolen beherbergt, in den älteren Teilen dagegen sehr dicht erscheint. Es führt hier besonders Fetttropfen und „Stärkekörner", welche vielleicht der Florideenstärke recht ähnlich sind; sie färben sich nicht mit Jod rein blau.

Wenn die Spitzen der Schläuche ausgewachsen sind, füllen sie sich ebenfalls mit dichten Plasma- usw. Massen, und nun beginnt auch meistens die Bildung von Aplanosporen. Große Regelmäßigkeit in derselben ist nicht zu verzeichnen. Im allgemeinen beginnt sie in den Endverzweigungen und

schreitet nach rückwärts vor; wenn auch schließlich die Hauptmasse der Schläuche für Sporen verbraucht wird, bleibt meistens ein Rest derselben übrig, welcher für sich weiter wachsen und weitere Teile des Blattes von Arisarum infizieren, gelegentlich aber aus Erschöpfung absterben kann. Ph. asteriforme bildet Membranpfropfen als Abschluß gegen die nicht fertilisierten Teile; bei Ph. Arisari wurden solche nicht wahrgenommen.

Die Bildung der Aplanosporen verläuft in den Hauptzügen nach Vorschrift. Um je einen Kern und ein Chromatophor sammelt sich Plasma, welches mit Zellmembran umgeben wird. Zwischen den Aplanosporen bleiben krümelige Massen zurück, offenbar wieder Periplasma.

Die Entleerung der Aplanosporen wird dadurch bewirkt, daß die innerste Schicht der Schlauchmembran stark aufquillt (oder das Periplasma?). Der durch den Schleim erzeugte Druck bringt den Schlauch an irgendeiner Stelle zum Reißen, und die Sporen quellen heraus.

Die Spaltöffnungen dürften die Austrittsstellen für die Sporen sein. Bei Ph. asteriforme tropfen die in Schleim gehüllten Massen auf andere Blätter bzw. Pflanzen und infizieren diese von den Spaltöffnungen her. Noch eingerollte oder sonst von der Horizontallage abweichende Blätter sind natürlich der Infektion mehr ausgesetzt.

Bei Phyllosiphon Arisari bleiben die Sporen nach Franke auf den Blattresten über Winter liegen, gelangen aber auf die jungen Blätter, wenn diese den Boden und die auf ihm lagernden Massen durchbrechen.

Außer den gewöhnlichen Aplanosporen werden größere angegeben („Makrosporen“). Sie gehen durch Wachstum aus den kleineren hervor und können ihrerseits wieder Aplanosporen liefern. Der Sachverhalt ist mir nicht ganz klar. Tobler fand nichts Derartiges.

Die Lebensweise des Phyllosiphon liegt fernab von derjenigen seiner Verwandten unter den Algen, mögen sie heißen wie sie wollen; deshalb ist auch eine Angliederung dieses Parasiten an bestimmte normale Formen schwierig, wie immer in solchen Fällen. Möglicherweise haben wir es mit einer Siphonee zu tun, die auf Grund ihres Vorkommens an Stelle von Schwärmern Aplanosporen bildet und außerdem wohl die Fähigkeit, Querwände in den Schläuchen zu errichten, fast einbüßte. Weiterhin meine ich, man müsse den Umstand in Rechnung ziehen, daß die Aplanosporenbildung an den Schlauchenden zu beginnen pflegt. Dieser Erscheinung begegnen wir wieder bei Chaetosiphon, nur daß hier, einer anderen Lebensweise entsprechend, Zoosporen entstehen und auch das Zoosporangium von dem übrigen Teil des Fadens abgegrenzt wird. Wie aber diese beiden Formen sich an andere Siphoneen anreihen, bleibe vorläufig dahingestellt.

### Ricardia u. a.

Wir kehren zu den Parasiten auf Algen zurück und erwähnen zunächst Derbès und Soliers Ricardia. Holt man die gelbbraunen Sprosse der Laurencia obtusa aus dem Wasser, so bemerkt man an deren Spitzen bald einzeln, bald gehäuft rote kugelig-birnförmige Körperchen von Stecknadelkopfgröße. Das sind die Vegetationsorgane der Ricardia Montagnei. Längsschnitte durch die Spitzen der Laurencia zeigen, daß die Ricardien sich in der Scheitelgrube angesiedelt haben, und zwar entsenden sie (Fig. 775) eine große Fußzelle in das Scheitelgewebe. Diese ist derbwandig, nicht selten an der Basis gelappt. Das kleinzellige Gewebe des eigentlichen Ricardia-Sprosses greift ein wenig über das Oberende der Fußzellen. Diese selbst sind blasig-hohl. Sie können sich aus der stielförmigen Basis verzweigen.

Der Bau im einzelnen interessiert uns hier nicht, bemerkt sei nur, daß die Sprosse am Scheitel Haarbüschel entwickeln, und daß die Fortpflanzungsorgane in Konzeptakeln sitzen, welche sich warzenartig vorwölben (Fig. 775 links).

Die wohl auf ältere Autoren zurückgehende Angabe bei Engler-Prantl, daß die großen Zellen der Nährpflanze angehören, finde ich nicht bestätigt. Die jungen Pflänzchen der Ricardia zeigen einen relativ dünnen Rhizoidfortsatz an ihrer Basis, mit diesem dringen sie in den Wirt ein, und erst später lassen sie ihn stark aufschwellen.

Im gewissen Sinne schließt sich hier nach Sauvageau Polysiphonia fastigiata an. Sie lebt, wie schon Tobler-Wolf u. a. dargetan, in den

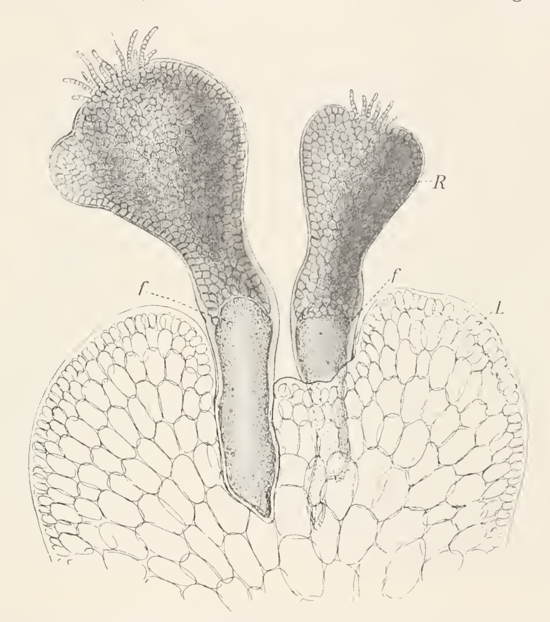



Fig. 775. Orig.-Präp. Gruber. Scheitel von *Laurencia obtusa (L)* im Längschnitt, mit zwei Exemplaren der *Ricardia Montagnei (R)*. *f* Fußzelle.

Randgruben des Ascophyllum nodosum und entsendet, wenn sie einmal in einer derselben Fuß gefaßt hat, Ausläufer, welche den Erdbeeren gleich auf dem Ascophyllum hinkriechen, bis sie eine neue Grube erreicht haben. Überall aber verankern sie sich mit Basalzellen, welche denen der Ricardia weitgehend gleichen.

An Ricardia klingt auch ein Codiolum an, welches Kuckuck auf Splachnidium (**2**, 52) entdeckte. Die Zellen senken sich, wie die zitierte Figur zeigt, mit langem farblosen Fortsatz in die Scheitelgruben und anderen jungen Gewebekomplexe ein. Sie haben sich erdreistet, so lange Scheitelzellen des Splachnidium vorzutäuschen, bis Kuckuck den wahren Sachverhalt erkannte (**1**, 48).

### Actinococcus, Harveyella u. a.

Bei der Ricardia ist nur die Fußzelle für ein Organ der Wirtspflanze gehalten worden, Codiolum sollte eine Scheitelzelle oder etwas ähnliches sein, Actinococcus dagegen ist häufig in seiner Gesamtheit für einen normalen Bestandteil der Phyllophora, des Gymnogongrus usw. angesprochen. Schon lange kannte man kleine kugelige Polster oder Warzen auf jenen Algen. Diese nannte schon LYNGBYE 1819 „parasiticum quid". Später aber hielt man diese für die normalen Fruchtformen der genannten Florideen, und erst SCHMITZ demonstrierte definitiv den Actinococcus als einen Parasiten, ihm stimmte auch nach anfänglichem, mir nicht ganz verständlichem Widerspruch, DARBISHIRE zu.

Die kleinen halbkugeligen Polster unserer Alge bestehen aus radiär gestellten Fäden. Fast alle Gliederzellen der letzteren können zu Tetra-

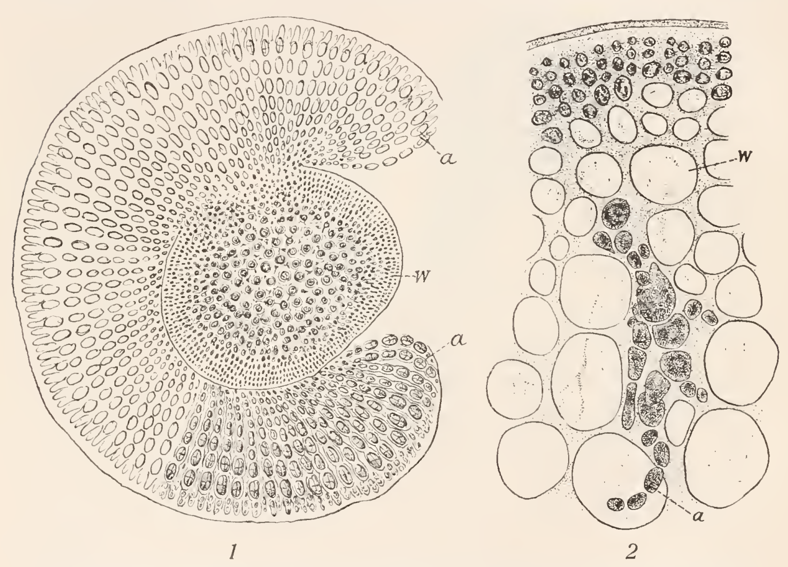



Fig. 776. *1 Actinococcus (a)* mit Tetrasporen auf einer anderen Floridee *(w)* parasitierend n. KÜTZING. *2* „Infektionsfäden" *(a)* desselben in *Phyllophora (w)* n. DARBISHIRE.

sporangien werden, die demnach in ziemlich langen Reihen voreinander liegen (Fig. 776, *1*). Die Polster sind also nur die Fruchtkörper der Alge [die man den Gigartinaceen zuzählen muß (**2**, 413)]; die vegetativen Organe sind in Gestalt reich verzweigter Fäden in dem Gewebe der Phyllophoren usw. zu finden. Sie werden in diesem pilzhyphenartig sichtbar (Fig. 776, *2*) und durchwachsen dasselbe wiederum wie die oben erwähnten Ectocarpen usw. in seinen zentralen Regionen. Später brechen sie an beliebigen Stellen nach auswärts hervor. Ceratocolax steht nach ROSENVINGES Beschreibung dem Actinococcus sehr nahe, und ganz ähnlich wie bei letzteren ist auch die Lebensweise der von STURCH bearbeiteten Harveyella mirabilis, die von REINSCH, RICHARDS, KUCKUCK unter dem Namen Choreocolax, von WILSON als Gracilariophila beschrieben wurde, auch KYLIN hat sie be-

handelt. Wie immer leben auch die Fäden dieses Parasiten zunächst in der Gallerte der Wände (hier von Rhodomela subfusca). Später treten sie über die Oberfläche der Sprosse hervor und bilden halbkugelige Polster, die diese Gattung ebenso auszeichnen wie den Actinococcus. Dabei lösen sich, wie das auch schon beim Actinococcus zu erkennen ist, einzelne Zellen der Rhodomela aus dem Verbande, werden von Parasiten eingeschlossen und von dessen wachsenden Fäden emporgehoben (Fig. 777). Solche Zellen vergrößern und verändern sich oft nicht unerheblich unter dem Einfluß der schmarotzenden Alge. Diese setzt sich außerdem durch sekundäre Tüpfel mit der Wirtspflanze in Verbindung. Hierin gleicht sie einem Pilz, ihre Hauptähnlichkeit mit solchen gewinnt sie aber dadurch, daß sie jeglichen Chromophylls entbehrt. In dieser Beziehung steht sie bislang einzig



Fig. 777. *Harveyella mirabilis* n. STURCH. Die Pflanze parasitiert auf *Rhodomela*. Der Sporophyt ist schwarz gehalten.

in ihrer Art da und stellt neben Rhodochytrium die Krone der Algenparasiten dar.

Im übrigen gibt es — vgl. die Zusammenstellung von EDDELBÜTTEL — eine Anzahl ähnlicher Arten der Gattung Harveyella, und dieser dürfte auch WILSONS Gracilariophila sehr nahe stehen, wenn sie nicht gar identisch ist. Colacodasya (MC. FADDEN) aus der Familie der Rhodomeleen schließt sich an [SETCHELL].

Solche Formen aber erinnern unwillkürlich an Pilostyles, Rafflesia u. a., die auch ausschließlich die Fortpflanzungsorgane aus der befallenen Pflanze heraustreten lassen, sich im übrigen aber sorgfältig in diesen verbergen.

An Rafflesiaceen klingt auch die Janczewskia an, wie das ihr Entdecker Graf SOLMS bereits hervorhob. Die Alge, welche FALKENBERG und

Setchell studierten, bildet (Fig. 778, *1*) auf Laurencia usw. ein annähernd halbkugeliges Konglomerat von sehr kurzen Sprossen, deren Wachstum, wie Falkenberg zeigte, mit demjenigen der Laurencia selber ganz erheblich übereinstimmt (Fig. 778, *3*, vgl. **2**, 319). Mit dieser sind sie auch zweifellos nahe verwandt, und die Bildung der Fortpflanzungsorgane an ihnen erfolgt im wesentlichen so wie bei der genannten Gattung.

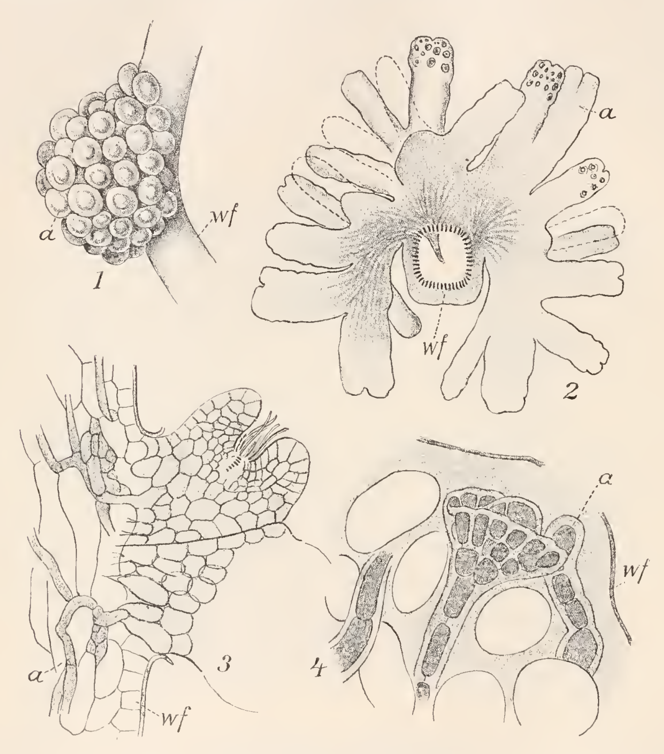



Fig. 778 n. Graf Solms u. Falkenberg. *1 Janczewskia verrucaeformis*, Habitusbild. *2 Jancz. tasmanica*, Schnitt durch das Sproßpolster. *3 Jancz. verrucaeformis*, Längschnitt durch die Sprosse. *4* dies., Fäden im Gewebe des Wirtes mit beginnender Sproßbildung (bei *a*). *a* Parasit, *wf* Wirtspflanze.

Der erwähnte Knäuel kurzer Sprosse entsendet nach unten, wie üblich, (Fig. 780, *3*) zahlreiche Fäden in das Gewebe der Wirtspflanze, die weit in diese eindringen.

Da die Keimung der Janczewskia-Sporen nicht bekannt und die Entwicklung auch sonst nicht lückenlos verfolgt ist, läßt sich nicht sagen, ob eine einzige Gruppe der erwähnten kurzen Sprosse ein Individuum darstellt, wie das Falkenberg annimmt, oder ob etwa, wie bei Cylindrocarpus, Actinococcus usw. das endophytische Fadensystem an verschiedenen Stellen des Wirtes solche Knäuel hervortreiben kann. Die erste Anlage eines

solchen gibt sich bei Janczewskia verrucaeformis in der durch Fig. 778, *4* angedeuteten Weise zu erkennen. Aus dem Zellhäufchen *a* entwickelt sich nach FALKENBERG erst ein kurzer Trieb, dann treten neben diesem aus dem endophytischen Fadengeflecht sukzessive neue hervor, bis der ganze Knäuel fertig ist, welcher danach nicht als ein System gestauchter Sprößchen aufgefaßt werden darf.

Bei Janczewskia tasmanica erheben sich nach FALKENBERG zahlreiche kurze Triebe von einem gemeinsamen Stroma, welches den Sproß der Wirtspflanze an der infizierten Stelle völlig umfaßt. Hier können sich die einzelnen Sprößchen kurz verzweigen (Fig. 778, *2*).

Auffällig ist es, daß die Janczewskien auf ihren nächsten Verwandten, den Laurencien, parasitieren, um so mehr, als sich eine ganz ähnliche Erscheinung beim Stromatocarpus nach FALKENBERG wiederholt. Die Pflanze bildet kurze Polysiphonia-ähnliche Sprosse, welche, büschelig geordnet (Fig. 779) die Fortpflanzungsorgane tragen. Festgeheftet sind dieselben auf Polysiphonia virgata mit Hilfe der üblichen monosiphonen Fäden, welche das ganze Gewebe durchsetzen.



Fig. 779 n. FALKENBERG. *Stromatocarpus* auf *Polysiphonia* parasitierend.

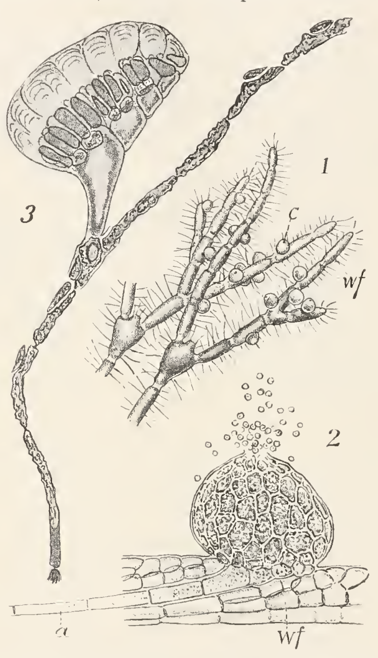



Fig. 780 n. THURET u. SOLMS. *1 Melobesia Thureti (c)* auf *Jania rubens (wf)*. *2* dies., Spermogonien, einem monosiphonen Faden *(a)* der Alge aufsitzend. *3* Faden mit einer Konzeptakelanlage.

### Corallineen.

Ein würdiges Seitenstück zur Harveyella stellt Melobesia Thureti Born. dar, obwohl sie nicht farblos ist wie jene. Von der genannten Alge treten, wie THURET und BORNET zuerst genauer angaben, nur die Konzeptakeln über die Oberfläche des Wirtes hervor, der in diesem Fall die Gattung Corallina ist. Schon jene Autoren zeichnen (Fig. 780, *2*) einen Faden, welcher von der Basis des Konzeptakulums in das Gewebe des Wirtes verläuft. Graf SOLMS zeigt nun, daß ein monosiphoner Faden, an welchem noch Andeutungen der 2, 266 besprochenen Deckzellen zu erkennen sind, die zentralen Teile der befallenen Pflanze durchsetzt. Derselbe verzweigt sich selten durch Gabelung, gibt aber von Zeit zu Zeit seitliche Äste

ab, welche gegen die Peripherie der Corallina ausbiegen und zwischen den antiklin gerichteten Rindenfäden hindurch zur Oberfläche gelangen. Dort geht die Terminalzelle Teilungen ein, welche zunächst zur Bildung einer Scheibe (Fig. 780, *3*) führen und aus dieser entwickeln sich dann die Konzeptakeln im wesentlichen nach den für die Corallineen geltenden Vorschriften, nämlich durch gesteigertes Wachstum am Scheibenrande.

Melobesia deformans Solms ist noch interessanter als die vorgenannte Art, weil sie die regelmäßige Fiederverzweigung der befallenen Corallinen in eine allseitig unregelmäßige verwandelt, und weil ihre Konzeptakeln von Gewebewucherungen des Wirtes umhüllt werden. Letztere sind oft so ausgiebig, daß nur noch der Scheitel des Konzeptakulums aus ihnen hervorragt.

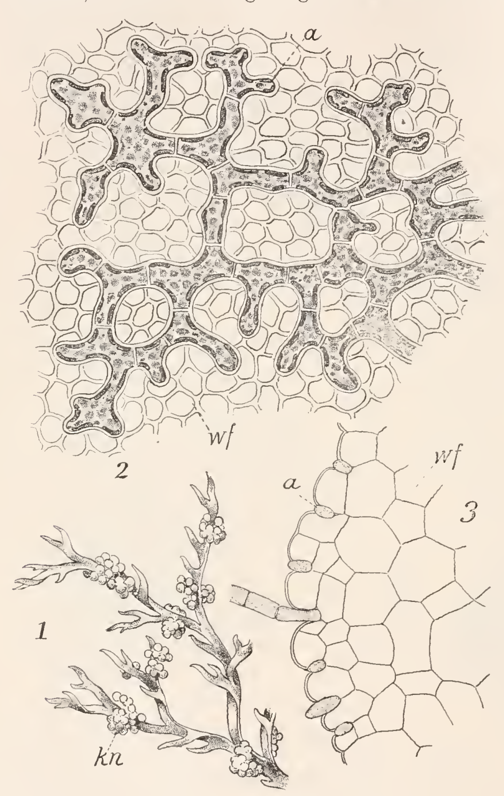



Fig. 781. *Streblonemopsis irritans* n. VALIANTE u. SAUVAGEAU. *1* *Cystosira* mit *Streblonemopsis*-Gallen *(kn)*. *2* Oberflächenansicht einer Galle *(wf)* mit den Algenfäden *(a)*. *3* Querschnitt einer Galle *(wf)* mit den in die Oberhaut eingesenkten Algen *(a)*.

**Streblonemopsis.**

Weit charakteristischer als die von der Melobesia deformans veranlaßten Gewebewucherungen ihres Wirtes sind die Gallen, welche VALIANTES Streblonemopsis irritans (Ectocarpee) auf Cystosira opuntioides veranlaßt (Fig. 781, *1*). Sie stellen weißliche Knöllchen dar, welche gewöhnlich in ziemlich großer Anzahl dicht beisammen sitzen. Ihre Oberfläche wird überzogen von monosiphonen Fäden der Streblonemopsis, welche dadurch zu einem Netzwerk vereinigt werden, daß zahlreiche Auszweigungen benachbarter Fäden aufeinander stoßen, als ob sie miteinander kopulieren wollten (Fig. 781, *2*). Von der Fläche betrachtet scheint es, als ob dies Netz der äußersten Zellschicht von Cystosira aufliege, SAUVAGEAU wies aber nach, daß die Fäden zwischen die epidermoidalen Zellen eingezwängt sind, was Fig. 781, *3* besser als eine lange Beschreibung zeigt. Tiefer in das Knollengewebe hinein dringt Streblonemopsis nur selten.

Seine Sporangien erheben sich auf kurzen Stielen über die Oberfläche der Knöllchen. Was aber aus den in ihnen entwickelten Schwärmern wird, ist unbekannt. Der Infektionsmodus ist unklar. Durch Valiante weiß man nur, daß die Algenfäden schon auf ganz jungen Knöllchen nachweisbar sind und dann mit diesen weiter wachsen. Im Frühjahr resp. Frühsommer fallen die Gallen mit den Zweigen der Cystosira auf den Meeresboden, und es wäre denkbar, daß sie hier — ähnlich den Leguminosenknöllchen — von der Alge ausgesaugt werden. Doch ist Sicheres nicht bekannt.

### Chlorocystis.

Gallen oder Pusteln auf dem Laube von Sarcophycus potatorum bildet auch Chlorocystis Sarcophyci, welche Whitting kurz beschrieb. Die grünen Zellen dieser Protococcoidee leben anfänglich scheinbar harmlos zwischen den radiären Zellreihen der Rinde von Sarcophycus, bald aber veranlassen sie eine Aufschwellung des Gewebes, welcher später ein Aufblättern und Aufbrechen der Zellmassen folgt, so daß schließlich unregelmäßige Vertiefungen entstehen.

### Phytophysa.

Viel eigenartiger sind aber die Veränderungen, welche Weber van Bosses Phytophysa Treubii veranlaßt. Die Alge bildet auf den Blättern, Blattstielen und Sprossen der Urticacee Pilea in Java gelb bis fast schwarz gefärbte Pusteln, welche bald vereinzelt, bald in größeren Gruppen (Fig. 782, *1*) beisammen auftreten. Sind jene Gallen einfach, so entstehen sie allein aus dem Grundgewebe der Rinde, sind aber deren mehrere kombiniert, so treten in das Polster, welches sie alle vereinigt, auch Gefäßbündel ein.

Die Alge selbst stellt zunächst einzellige, birnförmig-kugelige Körper von bis zu 2 mm Durchmesser (Fig. 782, *2*) dar, welche dem Gewebe der Galle eingelagert sind, ohne daß ein besonderes Gewebe Wirt und Parasit gegeneinander abgrenzte. Der Inhalt der Blasen besteht aus einem schaumig-vakuoligen Plasma mit zahlreichen Kernen und Chromatophoren.

Die Sporenbildung beginnt damit, daß sich reichliches Plasma mit vielen Chromatophoren an der Peripherie sammelt. Dort vermehren sich auch die Kerne, um sie sammelt sich Plasma, es wird jedem Kern ein Chromatophor zugesellt, und dann bilden sich Membranen, die je eins der genannten Körperchen nebst zugehörigem Plasma einschließen. Das Ganze gleicht also sehr der Sporenbildung im Ascus. Es werden jedoch nur die peripheren Teile für den genannten Zweck verbraucht (Fig. 782, *3*), der mittlere Raum bleibt zunächst unberührt. Später bilden sich in ihm wabig geordnete Zellulosewände, anfangs nur an der Peripherie (Fig. 782, *3*), später auch gegen das Zentrum. Ob alle diese Kammern einen Kern erhalten, ist wohl zweifelhaft.

Die Sporen werden später frei, indem das Gewebe der Pilea über den erwähnten Kugeln aufreißt und indem an dem entsprechenden Orte auch die derbe Membran der Algenkugeln zum Bersten gebracht wird. Dieser Prozeß wird durch eine Plasmamasse vorbereitet, welche sich unter dem zukünftigen Riß sammelt.

Während die zentrale Kammermasse zurückbleibt, treten die Sporen, in eine Schleimmasse eingebettet, hervor. Sie sind, wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, unbeweglich und lassen einen Kern und ein Chromatophor leicht erkennen (Fig. 782, *4*). Ich denke aber, man wird sie als

Aplanosporen auffassen dürfen und damit die Algen zu Protosiphon oder Endosphaera und ihren Verwandten in Beziehung bringen. Da die Alge sich an Landpflanzen angepaßt hat, erscheint die Unbeweglichkeit der Sporen fast als eine Notwendigkeit.

Die Übertragung der Sporen von einem Pilea-Individuum auf das andere ist nicht verfolgt worden. Beobachtet wurde aber, wie ein Keim-

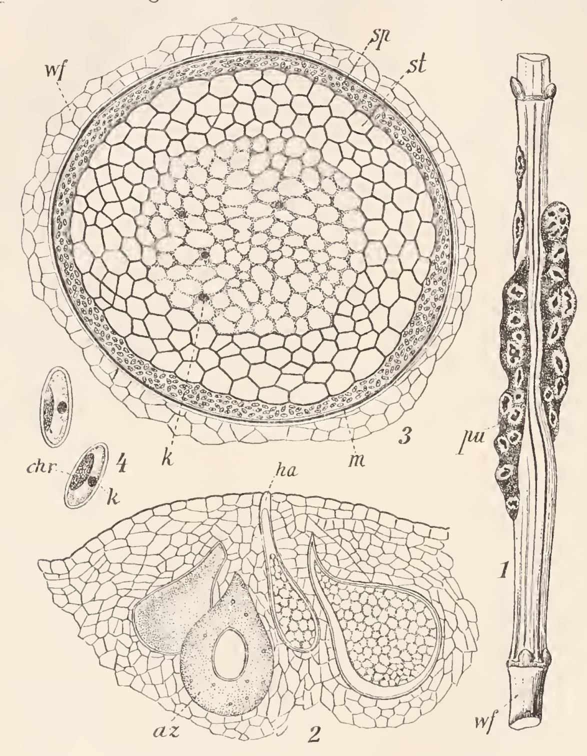



Fig. 782. *Phytophysa Treubii* n. WEBER VAN BOSSE. *1 Pilea*-Sproß mit Pusteln *(pu)*, nat. Gr. *2* Schnitt durch eine Galle. *3* Algenzelle in der Bildung von Sporen. *4* Aplanosporen. *az* Algenzelle, *ha* Hals, *wf* Wirtspflanze, *sp* Aplanosporen, *st* sterile Zellen, *k* Kern, *chr* Chromatophoren, *m* Membran.

schlauch in das Gewebe des Wirtes eindringt und dann an seiner Spitze keulig aufschwillt (Fig. 782, *2*), während sein auswärts gekehrtes Ende entleert und durch Membranlamellen abgeschlossen wird.

**Flagellaten.**

In Band 1 wurde gezeigt, daß viele Flagellaten farblos werden, sie müssen dann saprophytisch oder parasitisch leben. Über solche Fälle berichtet die zoologische Literatur und bei DOFLEIN ist vieles zusammengestellt. Ich muß hier auf eine Behandlung der Dinge verzichten, auch deswegen,

weil die einschlägige Literatur, z. B. die Arbeiten von CHATTON, HOVASSE, CAULLERY u. a. für mich nur unvollständig erreichbar sind.

**Allgemeines.**

Wir haben im letzten Abschnitt eine Anzahl Beispiele — über weitere Fälle gibt u. a. MÖBIUS Auskunft — von Epiphyten, Endophyten und Parasiten zusammen behandelt, weil eine scharfe Trennung dieser drei biologischen Gruppen noch schwieriger ist als sonst schon die Unterscheidungen im Reich der Organismen zu sein pflegen. Diese Dinge gehen fast unmerklich ineinander über und nur einige Typen lassen sich herausgreifen.

Eine Scheidung wird um so schwieriger, als ein und dieselbe Spezies durchaus nicht immer unter den gleichen Bedingungen lebt. Endophytische Algen erscheinen gar nicht selten in guter Entwicklung auf den Glasplatten der Kulturen, ja „Parasiten" wie Ulvella oder Acrochaete parasitica sah ich auf Glas ziemlich weit entwickelt, Cylindrocarpus dringt nicht bloß in Gracilaria-Gewebe ein, sondern gedeiht auch nach KUCKUCK auf Gestein; Phaeostroma fluviatile lebt nach PORTER in Cladophora-Membranen ebensogut wie in Chitinhäuten; die Algen der Molluskengehäuse gehen auch auf Kalksteine usw. Kurz, es gibt eine große Anzahl von Beispielen, die sich mit der Zeit wohl noch ausgiebig vermehren werden, in welchen die fraglichen Algen das Substrat wechseln und sonach kaum gestatten, sie als spezifische Endophyten, Parasiten usw. bezeichnen.

Immerhin gibt es auch eine Spezialisierung, und v. LAGERHEIM hat z. B. wieder daran erinnert, daß nicht bloß die Algen der Faultierhaare ausschließlich auf diesen zur Beobachtung kommen, daß Cladophora ophiophila Magn. nur auf der Schlange Herpeton tentaculatum gedeiht, und daß auch die Algen, welche Entomostraken befallen, für diese konstant sind. Solcher Beispiele wird es noch mehrere geben. Überflüssig scheint es mir auch nicht, darauf hinzuweisen, daß bislang

| | | | |
|---|---|---|---|
| Melobesia | nur | auf | Corallina, |
| Janczewskia | „ | „ | Laurencia, |
| Stromatocarpus | „ | „ | Polysiphonia, |
| Actinococcus | „ | „ | Phyllophora, |
| Gracilariopsis | „ | „ | Gracilaria, |
| Balbiania | „ | „ | Batrachospermum |

gefunden wurde. Wird auch vielleicht der eine oder andere Parasit noch auf einem anderen Wirt zur Beobachtung kommen, so bleibt doch in allen diesen Fällen bemerkenswert, daß die ersteren stets ihre Verwandten als Unterlage bevorzugen. Eine befriedigende Erklärung wird freilich dafür vorläufig kaum zu geben sein.

Als typische Parasiten können eigentlich nur Harveyella mirabilis und eventuell Rhodochytrium betrachtet werden; sie allein ernähren sich ausschließlich auf Kosten des Wirtes, alle anderen Formen, welche wir aufzählten, haben Chromatophoren zu selbständiger Ernährung. Trotzdem wird man Phyllosiphon, Phytophysa, Melobesia, Actinococcus usw. noch in gewissem Sinne parasitisch nennen dürfen, weil sie sämtlich Veränderungen des Wirtes, u. a. auch Vergrößerungen seiner Zellen herbeiführen.

Kaum als Parasiten wird man aber die vielen Ectocarpus-Arten und vieles andere ansprechen dürfen, mag auch z. B. Ectocarpus aecidioides mancherlei äußere Ähnlichkeiten mit Pilzen aufweisen. Hier handelt es sich nur um Wohnparasiten in dem meines Wissens zuerst von KLEBS gebrauchten Sinne.

Solcher Endophytismus, wie man ihn auch nennen kann, geht zurück auf den Epiphytismus, auf das Zusammenleben zahlreicher Formen auf der Außenseite des nämlichen Organismus. Wenn man die zahlreichen Fälle berücksichtigt, an die auch RATTRAY kurz erinnert hat, in welchen kleine und große Algen sich auf größeren ansiedeln und, bisweilen chaotisch durcheinander wachsend, letztere fast völlig einhüllen, wenn man daran denkt, daß nicht bloß Muscheln und Schnecken, sondern auch die großen „Seespinnen" (Maja), wie das SAUVAGEAU schildert, ein ganzes Algengärtlein auf ihrem Rücken tragen, dann wird es auch nicht schwer, sich vorzustellen, wie nun einzelne solcher Organismen ihren Weg in das Lebewesen hinein gefunden haben, dem sie einst nur aufsaßen, und man begreift auch, daß solche Invasion von Gliedern allerverschiedenster Familien vollzogen wurde, ebenso wie ja auch die Phanerogamen Parasiten aus ganz verschiedenen Gruppen geliefert haben. Immerhin sind einige Gruppen bevorzugt, und die „aggressivsten" Abteilungen des Algenreiches scheinen mir die Ectocarpeen, die Chaetophoreen und die Chroolepideen zu sein. Gerade unter ihnen haben sich auf Grund endophytischer oder parasitischer Lebensweise Formen der vegetativen Organe entwickelt, welche die nettesten Parallelbildungen darstellen.

Ein wenn auch etwas bescheideneres Seitenstück zu den farblosen Parasiten bilden die gleichnamigen Saprophyten. Wir haben in Bd. 1, 116 von farblosen Diatomeen berichtet, ebenso kennt man saprophytische Peridineen, welche der Chromatophoren entbehren, desgleichen die Polytoma (1, 140) usw., endlich hat KRÜGER eine farblose Chlorotheca (Chlorella-ähnlich) aus den Saftflüssen von Bäumen gezüchtet. Einen Übergang zu dieser bildet neben den oben (1, 34) erwähnten Euglenen usw. die von BEIJERINCK beschriebene Chlorella variegata, welche bald in einer farblosen, bald in einer farbigen Varietät zu erhalten ist.

## 4. Symbionten.

### a) Flechten.

Was DE BARY angedeutet und SCHWENDENER auf Grund seiner Untersuchungen umfassend ausgesprochen, daß nämlich der Flechtenthallus aus zwei verschiedenen Komponenten, einem Pilz und einer Alge bestehe, ist heute jedem Anfänger geläufig. Aus diesem Grunde, und weil außerdem solche Erörterungen mehr in einem Pilzbuch als in einer Schrift über Algen ihren natürlichen Platz finden, gebe ich hier nur unter Hinweis auf weitere Literatur bei DE BARY, TREUB und in den Lehrbüchern das Wichtigste von dem, was sich auf die Algen bezieht, unterlasse aber nicht auf die historische Darstellung der Frage bei ELFVING hinzuweisen, dem einzigen ernsthaften Forscher, der sich nicht auf den Boden der modernen Flechtentheorie zu stellen vermag.

Die ersten, welche grüne Algen (Protococcen) aus Flechten isolierten und zur Zoosporenbildung brachten, waren meines Wissens BARANETZKY und FAMINTZIN; ITZIGSOHN kultivierte gleichzeitig Cyanophyceen. Diese Autoren waren freilich zunächst noch nicht von der Algennatur jener Körper überzeugt. SCHWENDENER stellte dann die Algentypen, welche in Flechten gefunden werden, auf Grund eingehendster Untersuchungen zusammen, und BORNET erweiterte seine Angaben durch genaue Beobachtung der in Frage kommenden Algen.

REESS machte den ersten erfolgreichen Versuch, Collema aus den beiden Komponenten zusammenzusetzen. Ihm folgte STAHL, welcher Endocarpon u. a. kultivierte, indem er Sporen und Gonidien dieser Flechte zu-

sammenbrachte, und BONNIER endlich vereinigte mit Erfolg Protococcus aus einer Reinkultur mit den Hyphen von Physcia parietina resp. Ph. stellaris, Pleurococcus mit Lecanoren usw. Im letzten Fall lagen völlige Reinkulturen vor, ebenso wie in den Versuchen ALFRED MÖLLERS, in welchen die alleinige Züchtung der Flechtenpilze gelang.

### *a*) Pilz und Alge im lockeren Verband.

Am übersichtlichsten und einfachsten gestaltet sich, wie mir scheint, das Zusammenleben bei der Flechtengattung Coenogonium. Hier überzieht der Pilz die Fäden von Chroolepus (Trentepohlia) (Fig. 783, *1*); seine Hyphen kriechen einfach über Haupt- und Nebenäste hinweg und vereinigen sich, wie das BORNET u. a. geschildert haben, zu einem Netzwerk, welches schließlich dicht zu einem Pseudoparenchym zusammenschließen kann. GLÜCK hat dann besonders darauf aufmerksam gemacht, daß die Rasen seiner

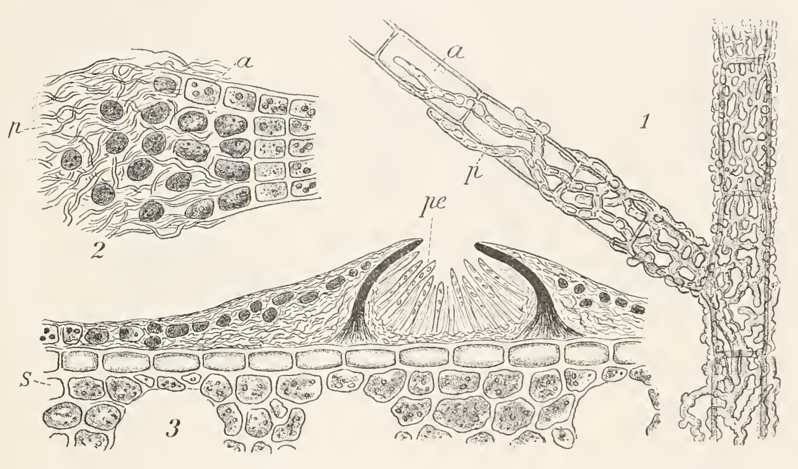



Fig. 783. *1 Coenogonium confervoides* n. BORNET. *2, 3 Phycopeltis expansa* kombiniert mit *Strigula complanata* n. JENNINGS. *2* von oben, *3* im Längsschnitt. *a* Alge, *p* Pilz, *pe* Perithecien, *s* Blatt.

Trentepohlia germanica zum Teil isoliert vorkommen, zum Teil aber mit einem Pilz kombiniert zu Coenogonium werden.

SCHNEIDER beschreibt ähnliches für Trentepohlia aurea.

Das dürfte auch noch für einige andere Fälle gelten: Cystocoleus bewohnt nach GLÜCK nicht selten eine Cladophora, Vaucherien werden nach BONNIER von einem Pilz umwuchert, ebenso Moosprotonemen, und endlich erzählt M. REED in einer mir leider nicht zugänglichen Arbeit, daß mit Prasiola und Enteromorpha in der See zwei Ascomyceten leben. An solche Fälle reihen sich die Ephebe-Arten (mit blaugrünen Algen) [SMITH und RAMSBOTTON].

Ganz ähnlich wie bei Coenogonium liegen offenbar die Dinge auch bei der Gattung Strigula, die BORNET, dann WARD und JENNINGS beschrieben haben. In die Scheiben der blattbewohnenden Chroolepidee Phycopeltis expansa Jennings dringen die Fäden des Pilzes, welcher die gleichen Blätter bewohnt, von der Seite her ein (Fig. 783, *2*), treiben die

Algenzellen auseinander und sorgen dafür, daß sie unter Abrundung und unter Einbuße ihres Hämatochroms eine grüne Farbe annehmen. Später entfalten sich (Fig. 783, *3*) die Perithecien des Pilzes, ohne daß die ganze Phycopeltis-Scheibe für die Flechtenbildung verbraucht würde. Pilz und Alge sind also auch in diesem Falte relativ selbständig, doch gewinnen hier bereits die isolierten Zellen der Phycopeltis das Aussehen der üblichen „Flechtengonidien".

Ein anderer, dem vorigen ähnlicher Pilz lebt nach WARDS sauberer Darstellung auf einer der Cephaleuros-Arten, welche anfänglich unter dem Namen Mycoidea parasitica gingen. Auch hier überwuchert der Pilz die Scheiben der Alge und dringt zwischen die Zellen derselben ein, indem er sie auseinander zwängt. Besonders interessant ist aber, daß der Pilz ebenso wie die Alge isoliert gedeihen kann. Ersterer bringt es dann freilich nur zur Bildung von Gonidien, während die Ausbildung von Perithecien das Parasitieren auf der Alge verlangt. Wenn ich hier mit WARD von Parasitieren und nicht von einem Zusammenleben rede, so geschieht es, weil der Pilz nach diesem Autor jüngere Scheiben der Cephaleuros einfach abtötet und deren Zellen aussaugt. Nur die Zellen älterer Thallusscheiben

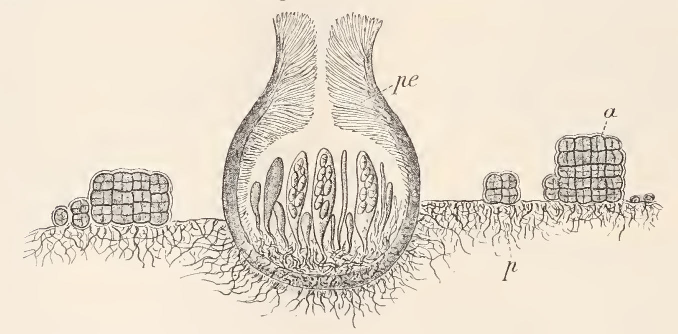



Fig. 784. *Thelidium minutulum* n. STAHL. *a* Alge, *p* Pilz, *pe* Perithecium.

unserer Alge widerstehen dem Pilz so weit, daß sie als Gonidien in der entstehenden Flechte fungieren können.

FITTING hat diese Angaben in einigen nebensächlichen Punkten ergänzt und THOMAS berichtet von einer Form, bei welcher die Pilzhyphen auf der Unterseite der Phyllactidium-Scheiben (also zwischen diesem und dem Blatt, auf welchem das Ganze lebt), hinwachsen, so zwar, daß sie den Zellwänden der Alge folgen. Zwischen diese dringen sie nicht ein.

Im Anschluß an die Strigula auf Phycopeltis expansa scheint mir auch die Flechte Gyalecta trotz großer Abweichungen in der Form erwähnenswert. Sie hat wiederum Trentepohlia aurea zur Gonidienbildung benutzt. Hier wird die Hauptmasse der vom Pilz umwachsenen Fäden zu elliptischen Gonidien, einzelne derselben aber bleiben, wie REINKE schildert, intakt und ragen aus dem Thallus unverändert und unberührt von Pilzhyphen hervor. Ganz ähnlich berichtet BACHMANN über Kalkflechten, mir scheint, überall, wo Trentepohlien in Gemeinschaft mit Pilzen auftreten, bleiben sie relativ selbständig. Das zeigt auch Trentepohlia umbrina, die wegen ihrer Symbiose mit Arthonien, Graphis usw. erwähnt sei. FRANK schildert, wie der Pilz zunächst ganz allein das Periderma verschiedener Bäume durch-

wuchert. Auch Chroolepus umbrinus, der sich hier als perforierende Alge zu erkennen gibt, durchwächst die toten Korkzellen, die vielleicht schon durch den Pilz etwas in ihren Wänden aufgelockert sind. Wo dann beide Komponenten mehr oder weniger zufällig zusammen geraten, werden die Zellen des Chroolepus von den Hyphen umsponnen, abgerundet und zu grünen „Gonidien" umgewandelt. FRANK betont ausdrücklich, daß in das Lager einer Arthonia Chroolepen eingehen können, welche verschiedene Individuen darstellen, d. h. Zellkomplexe, welche verschiedenen Schwärmsporen ihren Ursprung verdanken.

In ziemlich lockerem Verbande erscheinen Pilz und Alge auch noch bei Thelidium minutulum. Der Pilz (Fig. 784) durchwuchert den Erdboden und kommt dabei mit „Pleurococcen" — nach der heutigen Bezeichnungsweise wird es sich um Protococcus viridis handeln — in Berührung, welche er dann umschlingt und allseitig durch starke Hyphen einhüllt. Die „Pleurococcen" teilen sich mehrfach, bleiben aber zu paketartigen Verbänden vereinigt; offenbar halten die Pilzhyphen sie zusammen.

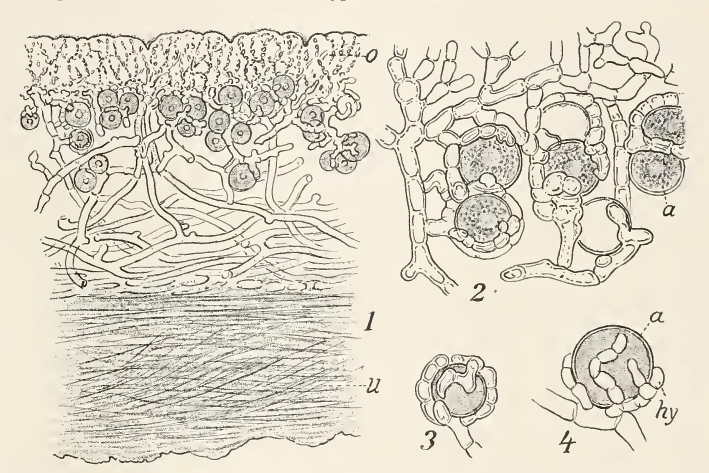



Fig. 785. *Cladonia furcata* n. BORNET. *1* Thallus quer. *o* Ober-. *u* Unterseite. *2, 3, 4* einzelne Algen *(a)* von Hyphen *(hy)* umsponnen.

## β) Die Symbionten in fester Verbindung.

Die bislang erwähnten Flechten, in welchen beide Komponenten relativ selbständig auftreten, bilden aber bekanntlich nicht die Hauptmasse dieser Gruppe, vielmehr wird sie repräsentiert durch zahllose Krusten-, Blatt- und Strauchformen, bei welchem wohl der Pilz das formbestimmende Element geworden ist. Die eingeschlossenen Algen sind fast immer Protococcoideen oder Cyanophyceen, also meistens einzellige oder kurzfädige Formen, welche sich im Flechtenthallus durch Teilung vermehren. Die Dinge sind so bekannt, daß ich nur auf Fig. 785 hinzuweisen brauche. Die Algen liegen bei jeder Art in bestimmten Lagen des Thallus, sie werden von feinen Hyphenfäden krallenartig umschlossen. Das Wachstum des Thallus wird durch Vermehrung, Streckung und Austreiben der Pilzfäden bedingt, die Algen folgen nur und werden vom Geflecht der Hyphen umschlossen über-

all dorthin getragen, wohin der Pilz wächst. Nienburg schilderte hübsch, wie z. B. bei gewissen Krustenflechten die Grünalgen durch Schiebehyphen in den zunächst noch algenfreien Thallusrand verbracht werden.

### + Die Algenarten.

Die meisten Lichenen schleudern bekanntlich ihre Sporen aus den Ascis heraus auf eine gewisse Entfernung fort, dadurch werden solche von den Algen des Thallus getrennt und sind nun darauf angewiesen, bei der Keimung neue Algen zu finden. Da ja meistens ganz gemeine Algenformen in die Thallome der Flechten aufgenommen werden, ist das nicht schwierig. Die Protococcen usw. wachsen ja in der Regel mit den Flechten zusammen auf den Baumrinden, Felsen usw., und so müssen dann die ausgeworfenen Sporen direkt zwischen jene Algen fallen, anderenfalls werden sie durch den Wind oder auch durch Wasser, welches an Stämmen und Steinen herabrieselt, zusammengeführt.

Das war die übliche Darstellung, sie ging von der Auffassung aus, daß jeder Flechtenpilz nach einer und derselben Protococcoidee — meist wurde Cystococcus humicola genannt — den Arm ausstrecke und mit dieser lebe. So einfach ist die Sache aber nicht. Man war damals nicht in der Lage, die kleinen Grünalgen allein nach ihrem Aussehen zu unterscheiden. Erst als Hedlund, Artari, Treboux, Chodat, Warén, Linkola auf Grund dessen, was Beijerinck gelehrt, zur absoluten Reinkultur der Flechtengonidien übergingen, kam es zu einer erheblichen Klärung der Sachlage, mochten auch die zur Isolierung der Algen angewendeten Methoden in ihren ersten Anfängen noch manche Bedenken erwecken.

Nah verwandte Flechtenpilze beherbergen in der Regel dieselben oder nahe verwandte Algenarten. Eine der häufigsten Gattungen ist Cystococcus. Eine Untergattung derselben — Eleuterococcus Warén — ist typisch für die Cladonien. Die Cladonia coccifera, macilenta, rangiferina usw. führen Cystococcus glomeratus (Warén), Cladonia pyxidata und furcata sind im Besitz von Cystococcus Cladoniae Chodat, von letzterer lassen sich zwei Rassen unterscheiden, deren jede einer der genannten Cladonien zugeschrieben werden muß.

Die Untergattung Eucystococcus enthält eine Anzahl von Arten, welche aus Xanthoria parietina, Physcia, Cetraria, kurz aus Laubflechten isoliert wurden. Auch diese Arten sind untereinander sehr ähnlich und oft nur in der Kultur gut unterscheidbar, dagegen war der Unterschied zwischen Eu- und Eleutero-Cystococcus, Xanthoria- und Cladonia-Algen schon den Forschern aufgefallen, welche zuerst diese ganze Sache in Angriff nahmen.

Die Gattung Coccobotrys ist gekennzeichnet durch die traubige Häufung der Einzelzellen in den Kulturen, ihre Vertreter leben in Krustenflechten wie Lecidea und Verrucaria, Coccomyxa-Arten endlich kommen u. a. in Solorina vor usw.

Daß Nostoc regelmässig mit besonderen Pilzen in den Gallertflechten vereinigt ist, weiß man seit langer Zeit.

Sonach kann als Regel gelten: Verwandte Flechtenpilze vereinigen sich gern mit verwandten Algen. Aber das wird gar nicht selten durchbrochen, z. B. wissen wir, daß viele Peltigera-Arten sich Cyanophyceen zu eigen gemacht haben, erst kürzlich hat Linkola Nostoc punctiforme aus Peltigera canina isoliert, aber Peltigera aphthosa umschließt eine Grünalge, eine Coccomyxa, den Vertreter einer Gattung, der sonst in ganz anderen Pilzen

gedeiht. Auch andere Beispiele werden nicht selten genannt. Peltigera aber zeigt auch, daß in vielen Fällen der Pilz die Form gibt, denn P. aphthosa weicht nicht so gewaltig von den anderen Arten der Gattung ab.

Muß nun jeder Pilz unabwendbar stets dieselbe Alge haben? Nein. Warén zeigte, daß eine Xanthoria parietina aus Holland einen etwas anderen Cystococcus beherbergte als alle in Finnland studierten Exemplare dieser Flechte. Chodat gibt ähnliches für Solorina saccata und Cladonia pyxidata an. Es handelte sich hier wohl um Varietäten derselben Algenart.

Völlig verschieden sind dagegen die farbigen Zellen in dem für diese Frage klassischen Beispiel, dessen Kenntnis wir Alfred Möller verdanken. Eine Telephoree wächst in Brasilien als Pilz und ernährt sich zeitlebens saprophytisch, sie kann aber Chroococcus-Zellen erfassen und wird damit zu dem Organismus, den man als die Flechte Cora beschrieben hatte; in anderen Fällen vereinigt sich besagter Pilz mit Scytonema-Fäden und bildet dann das, was unter dem Namen Dictymenia beschrieben wurde. Ein und dasselbe Individuum kann farblose Thalluslappen neben farbigen führen und diese können teils die eine, teils die andere Alge züchten. Es wird vielleicht einfach darauf ankommen, welche von beiden sie gerade antreffen.

Auch die oben neu beschriebenen und sauber gegliederten Flechtengonidien kommen offensichtlich selbständig auf den Unterlagen vor, auf welchen die Flechten als solche zusammengesetzt werden. Immerhin muß man die Frage stellen, ob denn die Cystococcen, Coccomyxen usw. tatsächlich überall in solcher Menge vorkommen, daß an beliebigen Orten jede beliebige Flechte entstehen kann. Das ist nicht klar gestellt.

Denkbar wäre, daß ein Kampf um die Algen geführt werden müßte, ja ein solcher scheint mir in einigen Fällen fast erwiesen. Nach Stahl benutzt Thelidium minutulum „Pleurococcen", welche dem Thallus von Endocarpon entstammen. Das ist möglich, weil diese Formen fast immer zusammen vorkommen.

Die zahlreichen parasitischen Pilze, welche auf den Flechtenthallomen leben, dringen mit ihren Hyphen bis zu den Algenschichten vor und dürften (Tobler) in der Ausbeutung der Algen mit den eigentlichen Flechtenpilzen wetteifern.

Spielt sich tatsächlich ein Wettbewerb um die Algen ab, so ist der Pilz im Vorteil, der diesen von vornherein ausschließt. Das kann geschehen durch die viel beschriebenen Soredien, in welchen sich ja Algen und Pilze von der Mutterflechte gemeinsam loslösen, oder aber dadurch, daß Pilz und Alge zwar getrennt sind, aber doch gleichzeitig ausgestreut werden; das geschieht bei den Flechten mit sogenannten Hymenialgonidien.

Stahl hat diese Verhältnisse bei Endocarpon pusillum hübsch beschrieben.

Hier finden sich (Fig. 786, *1*) zwischen den Ascis zahlreiche Algenzellen, werden mit den Ascosporen zusammen herausgeschleudert und gelangen mit diesen gemengt auf das Substrat (Fig. 786, *2*). Wenn hier die Spore keimt, stehen ihr sofort die eigenen Algen zur Verfügung (Fig. 786, *3*), die ihr von der Mutterpflanze mit auf den Weg gegeben wurden.

Das ist die vollkommenste Einrichtung dieser Art, welche bislang bei den Flechten bekannt wurde, sie zeigt, daß es sich in diesem Fall um eine förmliche Züchtung der Algen für den Pilz handelt.

### ++ Die Wechselbeziehungen.

Die Frage, in welcher ernährungsphysiologischen Beziehung die Pilze und Algen in der Flechte zueinander stehen, ist leichter gestellt als beant-

wortet. Die gleich nach der Entdeckung SCHWENDENERS u. a. gemachte Annahme, daß die Alge organische, der Pilz anorganische Nahrung für den gemeinsamen Haushalt liefere, kann in dieser einfachen Form kaum noch aufrecht erhalten werden, am wenigsten nach den Befunden von SCHNEIDER, PEIRCE, ELENKIN, DANILOV und NIENBURG. Die Angaben der ersteren

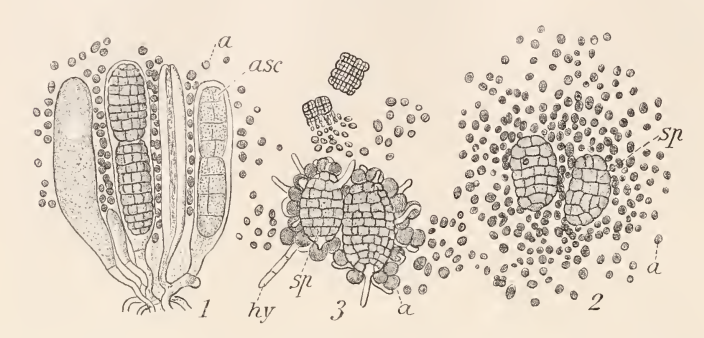



Fig. 786. *Endocarpon pusillum* n. STAHL. *1* Stück eines Hymeniums mit Algen (*a*) zwischen den Asci (*asc*). *2* Sporen (*sp*) und Algen (*a*) ausgeschleudert. *3* dies. keimend *hy* Hyphen.

sind wenig beachtet worden, fanden aber doch durch DANILOV und NIENBURG ihre Bestätigung. Bei zahlreichen Flechten, zumal aus den höher organisierten Gruppen, begnügen sich nämlich die Hyphen nicht damit ihre Algen zu umklammern, sondern sie senden auch Haustorien in dieselben

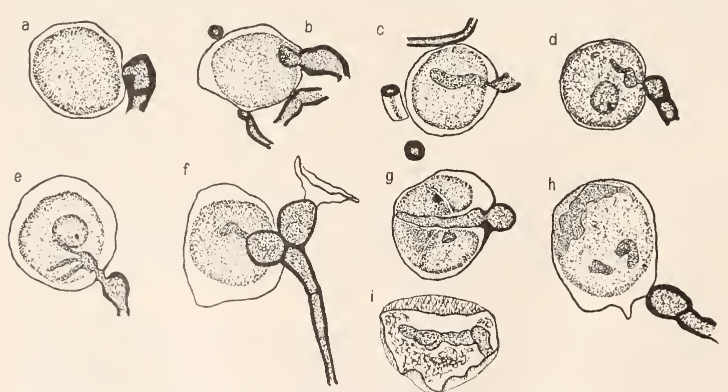



Fig. 787. *Evernia prunastri* n. NIENBURG. Algenzellen von den Haustorien des Pilzes angegriffen.

hinein (Fig. 787), saugen sie aus und lassen nur die leeren Häute übrig. Wenn einer den anderen auffrißt, reden nur noch Heuchler von Symbiose, und in unserem Fall trifft sicher das wohl von SCHWENDENER herrührende Wort Helotentum zu. Andere haben von Haustieren gesprochen, die gezüchtet und dann vertilgt werden. In beiden Fällen kommt zum Ausdruck,

daß die Algen eine Zeitlang in dem Flechtenthallus ernährt werden, wachsen und sich vermehren, um erst dann der Verdauung anheimzufallen. Ob diese Vorgänge sich bei allen Flechten in gleicher Weise wiederholen, steht noch nicht fest. Bei WARDS Strigula-Cephaleuros-Flechte liegt vielleicht ein vollendeter Parasitismus vor, bei den Formen aber, in welchen die beiden Komponenten sich nur im lockeren Verbande befinden, könnte schon eine richtige Symbiose gegeben sein, die auf voller Gegenseitigkeit beruht, wie das z. B. DE BARY für alle Flechten wollte.

Wir werden später berichten, daß Hydra die grünen, Radiolarien die gelben Zellen, die in ihnen wohnen, teilweise verdauen, und wenn wir die Knöllchenbakterien hinzunehmen, so finden wir, daß in fast allen Organismengruppen, in welchen von einer Symbiose geredet wird, eine Vernichtung der „Einwohner" das Endziel ist. Ich könnte mir aber denken, daß überall die Sache mit einer einfachen Einmietung beginnt, sich zur Symbiose und dann zum Parasitismus steigert.

Welche Stoffe aus der Alge in den Pilz und aus diesem in die Alge übergehen, kann heute weniger gesagt werden denn je. BEIJERINCK fand, daß die aus Xanthoria parietina gezüchteten Gonidien „Peptonalgen" sind. ARTARI, CHODAT, WARÉN u. a. bestätigten das und zeigten weiter, daß die verschiedenen von ihnen isolierten Formen ganz allgemein organische Nahrung bevorzugen, dagegen auf anorganischen Nährböden nur sehr langsam wachsen. So bezeichnet CHODAT die Flechtenalgen als Saprophyten. ARTARIS Angabe, die mixotrophen Algen seien Rassen, welche aus autotrophen entstanden und auch in solche wieder umzuzüchten sind, wird von den meisten Forschern bestritten. Da ganz allgemein die niederen Protococcoideen, ja auch die Chlamydomonaden usw. gern mixotroph leben, könnte man schon annehmen, gerade sie seien von den Pilzen aufgefangen und nun von ihnen mit den Substanzen versorgt worden, die sie gebrauchen. Heute noch beobachtet man ja (Fig. 785), wie die Alge nach der Berührung mit dem Pilz alsbald größere Dimensionen und frischere Farbe annimmt, ein Zeichen dafür, daß sie von ihm aus ernährt wird. Da in den Kulturen anorganische Verbindungen reichlich zur Verfügung zu stehen pflegen, wird es sich schon um organische Stoffe handeln. Mehr aber ist heute kaum zu sagen, schon deswegen nicht, weil man mit der Kultur der Flechtenpilze, die freilich fast noch mühseliger ist als die der Algen, noch im Rückstande ist.

Berücksichtigt werden muß auch bei Beurteilung aller Fragen der Symbiose die noch wenig bearbeitete Ökologie der Flechten. Diese Organismen leben keineswegs so gleichmäßig wie man annahm. SERNANDER, dann NIENBURG klärten uns über einige Punkte auf. Nitrophile Flechten — Typus Xanthoria parietina — leben mit Vorliebe dort, wo Vögel ihre Exkremente deponieren oder wo die aus diesen ausgelaugten Massen herabfließen, andere Formen erhalten Nahrung aus dem Staub, der an ihre Wohnorte durch den Wind getragen wird. Wieder andere Flechten fliehen einen größeren Stickstoffgehalt des Substrates, noch andere vertragen den Rauch der Großstädte nicht. Die einen leben auf Kalk, die anderen auf Granit, Quarz usw. und sind auch in der Lage, diese anzuätzen, davon erzählt besonders BACHMANN. Es ist nicht meine Absicht das alles hier zu erörtern, ich weise nur darauf hin, weil ich glaube, es mußte das alles auf die Beziehungen zwischen Algen und Pilzen zurückwirken und bei der Beurteilung dieser in Rechnung gesetzt werden.

Bei alledem dürfte es sich um die Erwerbung anorganischer Substanzen handeln und ich glaube doch nach allem was vorliegt, diese besorge der

Pilz und nicht die Alge. In diesem Punkt scheint mir auch heute noch die alte Auffassung zu Recht zu bestehen.

Über die Verteilung der anorganischen Verbindungen in den Flechten hat zuletzt Salomon Versuche gemacht, ein dankenswerter Anfang, der aber naturgemäß noch keinen vollen Aufschluß über die Verwendung derselben für die Algen gab, es ist ja leider heute noch eine Erörterung über die Einzelheiten des Stoffwechsels zwischen den Kommensalen unmöglich.

Wie verwickelt dieser ist, ergibt sich aus dem Umstande, daß von den Pilzen gewisse Substanzen erst dann gebildet werden, wenn sie mit den Algen in Berührung getreten sind. Auch die Alge allein kann die spezifischen Flechtenstoffe nicht bilden (s. u. a. Tobler).

### +++ Die Flechtenformen.

Die Form der Flechten erinnert an zahlreiche Algenformen. Die Krusten der ersteren sind vergleichbar mit den epiphytischen Scheiben, die Physcia-Arten ähneln den Peyssonelien; Evernia, Ramalina, Cetraria u. a. klingen an an Gigartina und Chondrus, Sphaerophoron an Sphaerococcus, Usnea barbata an Dictyosiphon foeniculaceus usw. Ist diese Ähnlichkeit Zufall? Ich glaube kaum. Reinke weist darauf hin, daß die verschiedenartige Form der Flechten eine Anpassung an das Licht sei, dazu bestimmt, die grünen Zellen den Strahlen desselben zu exponieren. Da wir auf S. 395 die gleichen Erwägungen bezüglich der Gestaltung zahlreicher Algen gemacht haben, liegt der weitere Schluß auf der Hand. Doch wird man auch hier wohl betonen müssen, das nicht das Licht allein als maßgebender Faktor zu betrachten ist.

Immerhin spielt es schon im Leben der Flechtenindividuen als richtendes und formbestimmendes Agens eine Rolle. Das kann man vielfach im Freien beobachten, z. B. sind die Laubflechten offenbar „transversal" phototropisch, und man kann sogar schließen, daß diese Eigenschaft in der Anwesenheit der Algen ihren Grund hat, denn Alfred Möller gibt an, daß die Flechte Cora annähernd horizontal auf ihren Substraten ausgebreitet sei, daß aber der Pilz derselben, wenn er allein lebt, sich vertikal vom Substrat erhebe. Da an den Cora-Thallomen oft große farblose Lappen vorkommen. kann man die besprochene Erscheinung am gleichen Individuum wahrnehmen, Natürlich haben wir bislang keine Vorstellung davon, wie die Alge den Phototropismus des Pilzes hervorruft.

## b) Algen und Tiere.

Vermutlich im Zusammenhang mit dem, was man an den Flechten gelernt, ist auch die Frage aufgetaucht, ob die grünen und gelben Körperchen, welche in den Zellen nicht weniger Tiere zur Beobachtung kommen, wirklich deren dauerndes Eigentum seien, oder ob sie gleich den „Gonidien" der Flechten Fremdkörper darstellen, die nur den Ernährungszwecken des Tieres mehr oder weniger ausgiebig dienstbar gemacht werden. Geza, Entz und Brandt haben unabhängig voneinander die Dinge studiert und sind zu dem Resultat gekommen, daß dem tatsächlich so sei: Alles Chlorophyll der Tiere wie auch analoge gelbe Farbstoffe werden getragen von Algenzellen, welche in früheren oder späteren Perioden in den Tierkörper eingewandert sind. Ist auch von Engelmann nachgewiesen worden, daß in einzelnen Fällen (Vorticella campanula) grüner, dem Chlorophyll gleicher oder analoger Farbstoff dem tierischen Plasma direkt eingelagert ist, so sind die Angaben von

Brandt und Entz im Gegensatz zu der Auffassung von Geddes und Lankester, die sich seinerzeit noch nicht zu voller Klarheit durchgearbeitet hatten, im wesentlichen richtig: die grünen, gelben usw. Körper in den Tieren sind diesen nicht ursprünglich eigen.

Das haben auch Schewiakoff, Famintzin, Haberlandt, Beijerinck u. a. Forscher bestätigt. Bütschli hat manches kritisiert, Buchner hat die Dinge vom Standpunkt des Zoologen sauber durchgearbeitet.

## 1. Zoochlorellen und Verwandte.

### Würmer.

Der Wurm Convoluta Roscoffensis erscheint grün von Zellen, welche im „Parenchym" nahe der Oberfläche liegen (Fig. 788, *2*); von Graff hat das genauer geschildert und Haberlandt hat die Zellen beschrieben. Sie sind membranlos, im übrigen besitzen sie (Fig. 788, *3*) einen Glockenchromatophor mit Pyrenoid (*py*) an der Basis; der Zellkern liegt inmitten

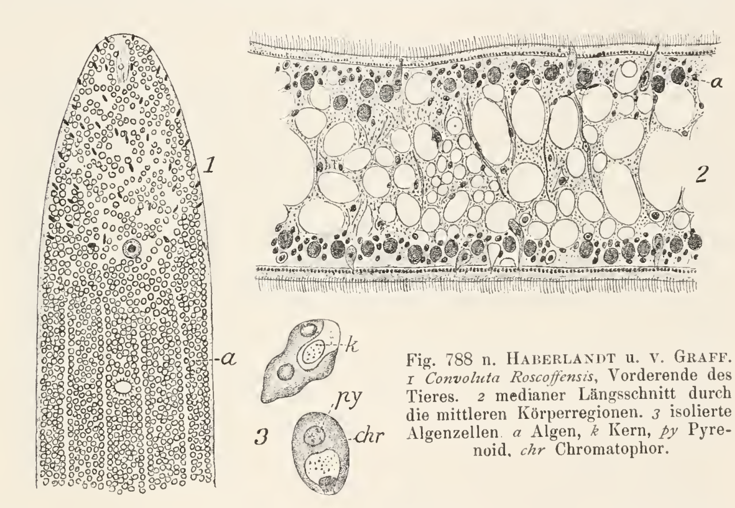



Fig. 788 n. Haberlandt u. v. Graff. *1 Convoluta Roscoffensis*, Vorderende des Tieres. *2* medianer Längsschnitt durch die mittleren Körperregionen. *3* isolierte Algenzellen. *a* Algen, *k* Kern, *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor.

des grünen Bechers, genau wie bei Chlamydomonas u. a. Die grünen Zellen werden nicht verdaut, wohl aber werden nach Haberlandt bei kräftigen Bewegungen des Wurmes Plasmastückchen abgezwickt, welche der Verdauung anheimfallen. Das scheint mir noch nicht so ganz sicher, jedenfalls aber kommen der Convoluta die Assimilate der grünen Zellen zugute. Schon Geddes zeigte, daß die fraglichen Tiere im Licht energisch Sauerstoff ausscheiden, das läßt auf starke Assimilation in den grünen Zellen schließen; da man aber Stärke in ihnen kaum nachweisen kann, darf man vermuten, daß die Kohlehydrate direkt an die Convoluta abgegeben werden. Dafür spricht auch, daß beim Übertragen der Turbellarien in anorganische Nährsalzlösung, welche ja meistens ganz allgemein die Ernährung fördert, die grünen Zellen sich stark vermehren und dann auch Stärke aufspeichern.

Zweifelhaft bleibt aus verschiedenen Gründen, ob der Wurm allein von den Algenzellen leben könne.

Auch in anderer als ernährungsphysiologischer Hinsicht sind vielleicht noch Beziehungen zwischen Tier und Alge vorhanden. Wie die Flechten phototropisch, so sind die Convoluten phototaktisch und bringen auf diesem Wege offenbar die grünen Zellen in eine günstige Lichtlage. Obgleich diese Erscheinung bei „grünen" Tieren nicht selten ist, wird man, wie auch Haberlandt betont, nicht unbedingt schließen dürfen, daß die Phototaxis durch die grünen Zellen angeregt sei; es gibt ja auch farblose Organismen, welche mit Phototaxis begabt sind. Aber das, was wir oben bezüglich der Flechten erwähnten, gibt doch zu denken.

Die Algen überleben die Convoluta nicht, deshalb glaubte Haberlandt, daß sie bereits ein integrierender Bestandteil des Tieres geworden seien. Dem ist aber nicht so, wie Keeble zeigte; denn die jungen Convoluten schlüpfen ohne Mitbewohner aus den Eihüllen aus und ergrünen erst später, es wandert eine Carteria oder Chlamydomonas ein. Diese lebt in den Gewässern, in welchen auch Convoluta vorkommt; sie siedelt sich mit Vorliebe auf und in den entleerten Eihüllen an, vermehrt sich dort und gelangt dann in die jungen Tiere. Der Weg ist noch nicht klar.

### Schwämme.

Gut geklärt ist die Sachlage aber durch van Trigt für die Süßwasserschwämme (Spongilliden) in einer ausführlichen Arbeit. Spongilla lacustris und Ephydatia fluviatilis kommen bald farblos, bald grün gefärbt vor. Die letztgenannten Exemplare führen in ihren Geweben, zumal in den Amöbozysten Algen, welche isoliert werden konnten und sich als Angehörige der Gattung Pleurococcus erwiesen. Die Einführung der Algen erfolgt zu jeder Zeit, sie werden in die entsprechenden Kanäle eingestrudelt, von den die letzteren umgebenden Zellen aufgenommen und an andere Stellen des Körpers weiter befördert. Hier werden sie zum Teil direkt verdaut, zum Teil aber vermehren sie sich und füllen neben anderen die amöboiden Zellen. Nun findet man in diesen wie in benachbarten Geweben stets farblose Algen neben den grünen. Ganz deutlich werden die letzteren durch den Schwamm teilweise abgetötet und dann verdaut. Aber es ist ebenso klar, daß nur ein bestimmter Prozentsatz diesem Schicksal entgegengeführt wird; die Hauptmasse bleibt erhalten und vermehrt sich in dem Maße, als die Verdauung in die Wege geleitet wird. Das ist also dasselbe Helotentum wie bei den Flechten.

Der Schwamm verdaut auch andere, sogar fädige Algen, ohne sie freilich zu züchten.

Längere Verdunkelung veranlaßt das Verschwinden der Algen aus unseren Organismen. Ganz natürlich. Die Vermehrung wird unterbunden, das sukkessive Abtöten geht seinen Gang, bis nichts mehr da ist. Die solchermaßen entfärbten Schwämme können im Licht durch Neuaufnahme von Algen wieder grün werden.

Aus den Angaben von Weltner über den Süßwasserschwamm Spongilla fluviatilis, der auch die ältere Literatur berücksichtigt, entnehme ich, daß die Knospen (Gemmulae), mit deren Hilfe der Schwamm überwintert, vielfach grün sind. Hier wandern offenbar Algen aus dem Muttertier ein. Es kommen aber auch farblose Gemmulae vor, besonders dann, wenn der Schwamm beschattet ist. Das stimmt offensichtlich zu den Befunden des vorgenannten holländischen Forschers.

Limberger hat die Zoochlorella aus Euspongilla lacustris kultiviert. Sie zeigt kein großes Bedürfnis nach organischen Stoffen. Glukose fördert, Peptone u. a. bewirken Verblassen.

LAUTERBORN fand in dem Schwamm Carterius Stepanowi die Protococcoidee Scenedesmus quadricauda in ungeheurer Menge. Sie ist derart zu Paketen oder Ballen vereinigt, daß man wohl auf eine Vermehrung der grünen Zellen im Tier schließen kann. Weiteres steht vorläufig nicht fest. Da der Carterius an anderen Fundorten andere Algen führt, ist vielleicht die Symbiose eine recht lockere.

### Infusorien.

Ganz ähnlich wie die Spongillen sind Stentor polymorphus und Paramaecium Bursaria; sie führen grüne Zellen in der subkortikalen Schicht (Entoplasma) ihres Körpers. FAMINTZIN isolierte sie und fand, daß es sich um Chlorellen handle. Wie bei den Spongillen werden verschiedene Algen eingeführt; die einen werden sofort verdaut, die anderen gezüchtet. Zu ersteren gehören z. B. Chilomonas und andere stärkeführende Protisten. Wird das Kohlehydrat nicht sogleich gelöst, wie das häufig der Fall, dann erhält man an beliebigen Stellen des Plasmas mit Jod Stärkereaktion, die Stärke entstammt aber natürlich nicht den dem Tier eigenen Chlorellen, wie gelegentlich behauptet worden ist.

Unerläßlich ist aber diese direkte Aufnahme fester Nahrung nicht, denn PRINGSHEIM konnte Paramaecium in einer Lösung ziehen, die keinerlei fremde Körper enthielt.

Auch Stentor polymorphus und Paramaecium Bursaria werden nach FAMINTZIN bei längerer Verdunkelung farblos, dasselbe berichtet GRUBER von seiner durch Algen gefärbten Amöbe und v. GRAFF von Vorticella viridis. Die Verdauung der Chlorellen erfolgt sukzessive, und GRUBER sagt ausdrücklich, daß man die Amöben wieder zum Ergrünen bringen könne, wenn die Verdunkelung zu einer Zeit aufgehoben wird, in welcher noch einige lebensfähige Chlorellen zugegen waren.

BEIJERINCK ist es nicht gelungen, farblose Stentoren durch Fütterung mit Chlorellen zum Ergrünen zu bringen, direkt gesehen hat auch WESENBERG-LUND diesen Vorgang nicht, aber er fand den Stentor in seinen Versuchsteichen im Frühsommer farblos, im September, Oktober und November trat er massenhaft mit Chlorellen auf; dann gingen die Stentoren zugrunde, die Chlorellen aber erschienen massenhaft im Plankton, und aus diesem gehen sie im nächsten Sommer teilweise wieder in die Tiere über.

Ein Eindringen grüner Zellen in mehr weniger erwachsene, aber noch farblose Organismen scheint mir auch sichergestellt bei Vortex viridis, denn v. GRAFF erhielt farblose Individuen dieses Wurmes aus grünen, wohl durch Vermittelung farbloser Eier.

Bei dem Infusor Frontonia leucas gelang es SCHEWIAKOFF als dem ersten farblose Tiere durch Fütterung mit Chlorellen zu infizieren, welche er aus farbigen Exemplaren derselben Art (durch Zerdrücken einiger Individuen) gewonnen hatte. Der genannte Autor hat übrigens auch die Chlorellen der Frontonia isoliert, kultiviert und reichliche Vermehrung derselben beobachtet.

Ebenso gelang es DANTEC, Paramaecium durch Fütterung mit Chlorellen ergrünen zu sehen.

Außer den bislang erwähnten gibt es noch zahlreiche andere tierische Organismen, welche in unserem Sinne grün sind; sie alle aufzuzählen unterlasse ich unter Hinweis auf BRANDT und BUCHNER (auch CARTER und CARPENTER); denn die meisten sind doch unzureichend studiert. Das gilt u. a. von LANKESTERS eigenartiger Archerina Boltoni, die vielleicht in Zu-

kunft, wenn der Autor sich nicht arg getäuscht hat, noch mancherlei Aufschlüsse zu geben vermag.

Solche wären auch wohl zu erwarten von Tieren, welche nur ganz gelegentlich mit Chlorellen gefunden werden, wie dies z. B. von Noctiluca miliaris berichtet wird, die WEBER VAN BOSSE in den Tropen „grün" fand.

Nicht ausreichend geklärt ist die Frage: Wieviel Zoochlorella-Arten gibt es? Überhaupt wie viele verschiedene Formen von Algen sind in Tieren lebensfähig?

### Hydroidpolypen.

Die von MÜLLER-CALÉ und KRÜGER studierte Sertularella Polyzonias zeigt unter den farblosen viele grüne Stöcke. Diese enthalten eine grüne Alge, die aber nach der gegebenen Beschreibung kaum zu den Chlorellen gezählt werden kann. Genauere Daten über die Aufnahme der Alge fehlen. Sicher ist nur, daß jene nicht von einem Tier auf das andere vererbt werden, und insofern schließt sich dieser Fall an frühere an, in welchen die Neuinfektion eines jeden Individuums mit Algen zum mindesten möglich ist.

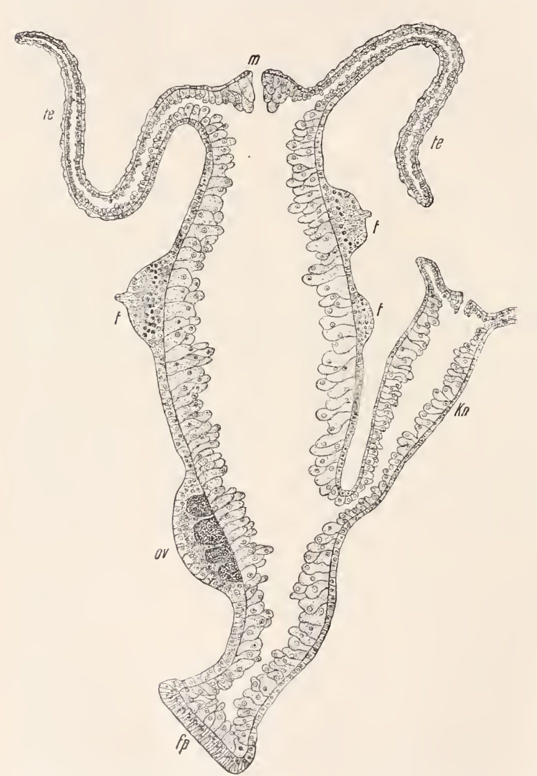



Fig. 789. Längsschnitt der *Hydra viridis* n. KORSCHELT u. HEYDER. *te* Tentakeln, *m* Mundöffnung. *t* Hoden, *ov* Ovarien, *kn* Knospe, *fp* Fuß.

Das ist nun ausgeschlossen bei dem beststudierten Beispiel dieser Art, bei Hydra viridis.

Seit langem weiß man, daß neben der Hydra fusca eine „Varietät" vorkommt, rein äußerlich ausgezeichnet durch ihre Grünfärbung. Es sei daran erinnert, daß der Körper von Hydra schlauchförmig hohl ist (Fig. 789), daß er am Vorderende eine in die Leibeshöhle führende Mundöffnung (*m*) besitzt, und daß diese von einer Anzahl hohler Fangarme (*te*) umgeben ist. Die Wand der Leibeshöhle und der Tentakeln ist zweischichtig; die äußere Schicht (Ectoderma) führt die Nesselzellen usw., die innere (Entoderma) ist mit einwärts ragenden Geißeln versehen; sie dient der Verdauung,

indem fremde Zellen (Algen, Infusorien usw.), welche durch den Mund in die Leibeshöhle gelangten, in sie aufgenommen werden wie von einer Amöbe. Die Entodermschicht ist es nun auch, welche die grünen Körper führt, dieselben liegen (Fig. 790, *1*, *2*) meistens dem Ectoderma zugekehrt, während gegen den inneren Hohlraum zu eine große Vakuole sichtbar zu werden pflegt. Brandt erkannte nun an diesen grünen Körpern eine Zellulosemembran, er zeigte ferner, daß sie ein becherförmiges Chromatophor besitzen und dazu einen Zellkern, welcher ungefähr in der Mitte der Zelle liegt, etwa so, wie wir das in 1, 264 für Zellen der Scenedesmaceen abgebildet haben. Pulsierende Vakuolen sind sehr zweifelhaft. Brandt hatte sicher recht, wenn er diese Zellen als besondere Organismen ansprach und sie Zoochlorella conductrix nannte. Erwünscht wäre natürlich eine Isolierung der grünen Algen und Beijerinck hat auch den Versuch dazu gemacht. Er erhielt Körper, welche seiner Chlorella vulgaris (1, 266) sehr ähnlich waren und nannte sie Chlorella conductrix. Der Autor glaubte anfangs sicher, die echte Zoochlorella eingefangen zu haben, später aber äußerte er selber Zweifel, ob er nicht etwa durch Algen getäuscht sei, welche von der Hydra einfach verschluckt waren. So bleibt diese Frage noch zu lösen.

Wenn die Entodermzellen der Hydra sich vermehren, vermehren sich auch die Chlorellen, und jede der ersteren erhält ihre grünen Körper in derselben Weise mit auf den Weg wie andere Pflanzen ihre Chromatophoren. Auch wenn die Hydra sich durch Knospung vermehrt, gehen grüne Zellen in die jungen Individuen über, und ebenso zeigte Hamann, daß die Chlorellen aus dem Entoderm in die Eizellen hinüberwandern (Fig. 790, *2*).

Nach diesen Befunden können die Chlorellen kaum ganz unwichtig für die Hydra sein; und Beijerinck hat die Meinung ausgesprochen, daß sie vielleicht eine anologe Rolle spielen möchten, wie die Bakterien in den Knöllchen der Leguminosen, welche ja — als Bakteroiden — von der Pflanze verdaut werden und so Nährmittel liefern. Es ergab sich nämlich in Übereinstimmung mit den Befunden von Famintzin u. a., daß die grünen Zellen der Hydra der Verdauung anheimfallen. Fast in jeder Entodermzelle ließen sich (Fig. 790, *3a'*) braun bis rot gefärbte Körnchen nachweisen, und es ließ sich mit ziemlicher Sicherheit zeigen, daß diese die Reste grüner Chlorellen sind, welche durch Einwirkung der Hydrazellen langsam verändert werden. Sonach würde die Hydra ihre Chlorellen zum Zweck der Verdauung züchten, und man müßte annehmen, daß die Vermehrung jener Zellen zu deren Verwendung im Stoffwechsel in einer gewissen konstanten Beziehung stehe.

Die Leguminosen können nicht allein von ihren Bakteroiden leben, und ebenso scheint es, daß die Hydren sich nicht allein von ihren Chlorellen zu ernähren vermögen. Jedenfalls nehmen auch die grünen Formen von außen noch feste Nahrung auf, und zu dieser gehören Scenedesmen, Rhaphidien und viele andere ähnliche Algenzellen. Diese werden natürlich auch in den Entodermzellen verdaut, und das hat Geza Entz zu der Meinung verleitet, daß sie zu den Chlorellen in genetischer Beziehung ständen. Nach Beijerinck haben sie aber mit diesen gar nichts zu tun.

Die vorgetragene Auffassung müßte nun freilich noch durch Ernährungs- resp. Fütterungsversuche an der Hydra bestätigt resp. geprüft werden.

Solche liegen aber nicht in genügendem Umfange vor. Außer einigen Versuchen Brandts, die kaum ausschlaggebend sind, kenne ich nur eine Versuchsreihe, über welche v. Graff berichtet. In dieser verhungerten alle grünen Hydren, mochten sie belichtet oder verdunkelt sein, wenn sie keine feste Nahrung erhielten. Dieser Befund ließe sich mit Beijerincks immer-

hin plausibler Meinung wohl vereinigen. Schwieriger verträgt sich mit ihr die Angabe v. Graffs, daß die verdunkelten Hydren ihre Grünfärbung nicht einbüßten und diejenige Hadžis, daß die Algen nicht in die Eizelle einwandern, wenn man das Tier verdunkelt. Ob die an solche Resultate naturgemäß anknüpfende Skepsis berechtigt ist, müssen weitere Versuche lehren. Entscheidend sind diejenigen v. Graffs aber deswegen kaum, weil Beijerinck berichtet, daß sich seine grünen Hydren in filtriertem Grabenwasser gut hielten.

Da sowohl die Gemmen als auch die Eier der Hydra viridis stets ihre Chlorellen mit auf den Weg bekommen, ist eine Neuinfektion nicht erforder-

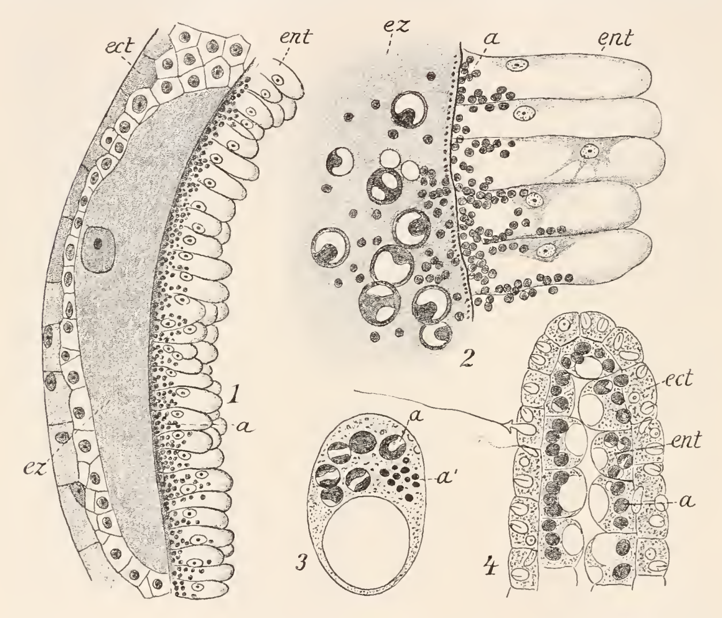



Fig. 790. *Hydra viridis* n. Hamann u. Beijerinck. *1* Schnitt durch die Leibeswandung, mit einer Eizelle (*ez*). *2* Stück davon mit (in das Ei) einwandernden Algen. *3* Entodermzelle mit normalen (*a*) und zerfallenden (*a'*) Algen. *4* Stück einer Tentakel im Längsschnitt. *ect* Ektoderm, *ent* Entoderm, *a* Algen.

lich, und bislang ist sie auch niemals zur Beobachtung gekommen; das beweist keineswegs, daß sie nicht trotzdem erfolgt, und die Frage bleibt offen, ob und inwieweit eine Hydra fusca sich heute noch jederzeit in eine Hydra viridis verwandeln kann. Soweit Material vorliegt, möchte ich glauben, daß dies nicht mehr der Fall ist, daß sich heute die Chlorellen nur noch von Tier zu Tier fortpflanzen, und daß die Invasion derselben in früheren Epochen Platz griff.

Myrionema amboinensis fand Svedelius bei Galle (Ceylon). Der ganze Körper dieses Hydroidpolypen ist mit grünen Algen durchsetzt. Dieselben finden sich aber ganz vorzugsweise in den Tentakeln und weiter massig in den entodermalen Lappen, die das Hypostom an seiner inneren

Basis umgeben (Fig. 791). In den Tentakeln vermehrt sich die Alge derart durch Zweiteilung, daß sie das Entoderm fast ganz verdrängt und die Tentakeln auftreibt (Fig. 791).

In den entodermalen Lappen sind die grünen Zellen kleiner, das Chromatophor intensiver gefärbt, die Wand dagegen undeutlicher. Daneben kommen auch größere Zellen vor als in den Tentakeln. Die kleinen Zellen entstehen durch 4- oder 8-Teilung aus den größeren. SVEDELIUS glaubt, daß es sich in den Tentakeln und in den Lappen um dieselbe Algenart handle, die eventuell etwas verschieden ernährt werde (Chlorella vulgaris). In den Lappen wird die Alge sicher verdaut, man findet verblaßte Zellen und auch Teile derselben, die aussehen wie zusammengeballte Exkremente. — In den Tentakeln sah man aber niemals verdaute Zellen; hier scheinen sie unversehrt zu bleiben, ebenso in den übrigen Regionen des Tieres.

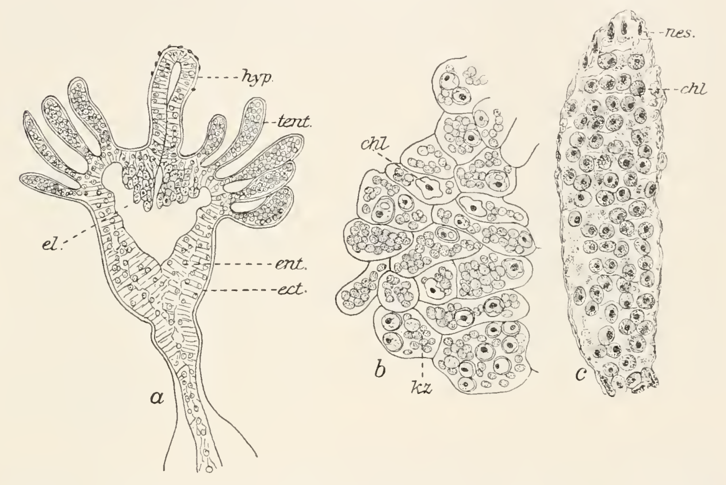



Fig. 791. *Myrionema amboinensis* mit *Chlorella vulgaris* n. SVEDELIUS. *a* Längsschnitt durch das Tier. *b* Längsschnitt durch einen Teil der entodermalen Lappen. *c* Längsschnitt durch eine Tentakel, ganz mit Chlorella gefüllt. *nes.* Nesselzellen, *chl.* Chlorellen lebend oder tot. *kz.* kleine Chlorellen.

### Ophiuren.

Bei den bisher genannten epizoischen Algen handelt es sich immer um eine Symbiose. Ein das Tier wirklich schädigender oder gar tötender Parasit ist die als Coccomyxa Ophiurae von ROSENVINGE näher beschriebene Pleurococcaccee, die von MORTENSEN im Limfjord auf Ophioglypha texturata entdeckt wurde. Sie bildet auf dem befallenen Echinoderm große grüne Flecken.

Nach MORTENSEN sind die Flecken, die zuerst auf der Dorsalseite der Scheibe und der Arme auftreten, anfangs von der Epidermis bedeckt und die Alge nistet am häufigsten in dem Gewebe, das die Maschen des Kalkskeletts der Scheibe, der Armstacheln und der Tentakelanhänge ausfüllt. Bald wird die Epidermis durch die heranwachsenden Algenpolster gesprengt und indem die Kalkplatten aufgelöst werden und das Bindegewebe verschwindet, entstehen sich vergrößernde Wundlöcher, die schließlich den Darm

freilegen. Eine Regeneration ist nicht möglich, und die Infektion führt schließlich zum Tode.

## 2. Zooxanthellen.

Die Gattung Zooxanthella bildet in bezug auf ihr Vorkommen ein vollendetes Seitenstück zur Chlorella. Wir haben sie in 1, 37 den Cryptochrysidaceae eingeordnet. Manche Forscher nennen die in Frage kommenden Formen Cryptomonas (Schaudinni usw.). Tatsächlich ist die Ähnlichkeit sehr groß. Aber die Zooxanthellen haben wohl nicht den tiefen Schlund wie Cryptomonas (vergl. auch Buchner). Wie Chlorella kommt die gelbe Alge im freien Zustande zur Beobachtung und bildet teils bewegliche, teils palmelloide Stadien, sie wird aber auch in Form von „gelben Zellen" bei zahlreichen Tieren gefunden.

Besonders bekannt ist seit langem ihr Vorkommen in Radiolarien, hier hat zuerst Cienkowski sie klar als Fremdkörper angesprochen, Häckel, Hertwig u. a. lieferten weitere Beiträge, und besonders eingehend haben sich Brandt, Schaudinn, Geddes und Famintzin mit der Frage nach

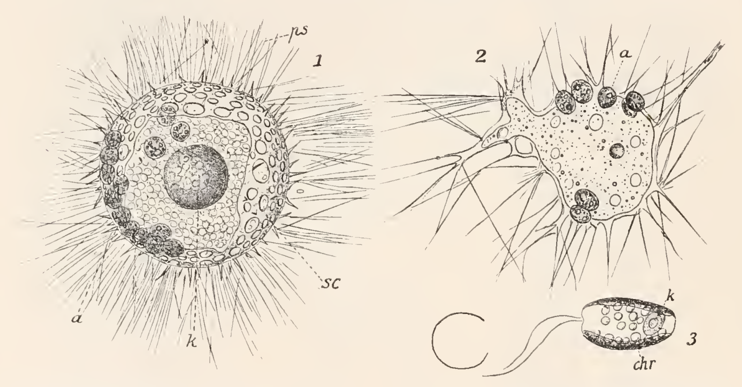



Fig. 792 n. Brandt. *1 Acrosphaera spinosa.* *2 Collozoon inerme* mit Zooxanthellen n. Brandt. *3* ausgeschlüpfte *Zooxanthella.* *a* Algen, *ps* Pseudopien, *k* Kern, *sc* Skelett, *chr* Chromatophoren.

Natur und Funktion jener gelben Körperchen beschäftigt. Winter gab neuerdings eine Zusammenstellung und neue Daten. Stiasny nimmt einen ganz abweichenden Standpunkt ein, indem er die gelben Zellen als Jugendstadien der Radiolarien anspricht.

So reichlich nun auch bei der weitaus größten Zahl der Radiolarien die Zooxanthellen vertreten sind, so muß doch betont werden, daß man sie nach Hertwig bei gewissen Gattungen und Arten konstant vermißt und auch einzelne Individuen von „gelben" Arten können der fraglichen Zellen entbehren, z. B. Trichosphaerium (Buchner).

Wie ich Bütschli entnehme, schwankt die Zahl der Zooxanthellen bei verschiedenen Formen außerordentlich, Thalassiocolla beherbergt oft über 1000 gelber Zellen, bei Monopylaria trifft man selten deren mehr als 5—10 in einem Individuum.

Die Zellen liegen bei den meisten Radiolarien ziemlich peripher, in dem sogenannten Mutterboden der Pseudopodien, d. h. in der Plasmaschicht, welche diese letzteren Organe aussendet (Fig. 792, *1*, *2*), gelangen aber auch an

resp. auf den Pseudopodien weiter nach auswärts. Bei der Unterabteilung der Acanthometriden finden sich die Zooxanthellen oft in erheblicher Menge innerhalb der aus Kieselsäure bestehenden Schale (Fig. 792, *1*) und jene können, wo sie engmaschig ist, auch kaum nach auswärts passieren, während das bei weitmaschigen Gittern allerdings möglich erscheint.

Außer bei den Radiolarien sind noch bei einigen Foraminiferen, Flagellaten, Ciliaten (Vorticella spec.), Schwämmen und Bryozoen gelbe Zellen gefunden worden, besonders interessant aber erscheint noch ihr Vorkommen bei Convoluta-Arten nach v. Graff und seinen Vorgängern, die mit der oben erwähnten Chlamydomonas führenden Convoluta Roscoffensis ganz nahe verwandt sind; hier haben sich Formen derselben Gattung ganz verschiedene Algen angeeignet. Für die Coelenteraten gilt dasselbe in etwas erweitertem Sinne; denn während Hydra, Sertularella u. a. Chlorellen führen, besitzen die Hydrozoen Velella, Porpita usw., sowie die Anthozoen Paralcyonium, Anthea, Aiptasia, Actinia (aurantiaca) usw. gelbe Zellen.

Versuche zur Isolierung der Zooxanthellen sind wenige gemacht worden; das ist vielfach auch kaum nötig, denn die Natur unternimmt selber solche Eperimente insofern, als die fraglichen Körperchen von vielen Radiolarien im lebenden und, wie es scheint, völlig normalen Zustande abgegeben werden, wenn diese selbst durch Bildung von „Schwärmern" zur Vermehrung schreiten oder wenn sie absterben. An solchen Zooxanthellen ist auch das beobachtet, was auf **1**, 37 über bewegliche Zustände usw. berichtet wurde.

Auch Actinien usw. geben nach Brandt u. a., besonders nach Verdunkelung, lebende Zooxanthellen ab.

Doch dürfte das nicht allgemein sein, denn Famintzin berichtet, daß es ihm ebensowenig wie anderen Beobachtern gelungen sei, die gelben Zellen aus den Acanthometriden zu isolieren oder in natura austreten zu sehen. Letzteres wird verständlich, wenn man bedenkt, daß nach verschiedenen Autoren diese letzterwähnten Zooxanthellen einer Zellulosewandung entbehren, während eine solche sonst überall an den gelben Zellen in typischer Weise wahrnehmbar ist.

Aus solchen Befunden kann man wohl schließen, daß die gelben Zellen ganz analog den grünen in verschiedener Weise an das Leben in den Tieren angepaßt sind; die Verbindung der beiden Kommensalen ist bald eine losere, bald eine festere.

Eine relativ niedrige Stufe des Zusammenlebens scheint bei den meisten Radiolarien insofern vorzuliegen, als ja die Tiere zeitweilig von Zooxanthellen frei sind. Bei der Schwärmerbildung werden (immer?), wie schon erwähnt, die gelben Zellen abgestreift, und jedes junge Individuum muß sich wieder mit Zooxanthellen versorgen. Bis dies geschehen ist, können die Keimlinge gelegentlich ein ziemliches Alter erreichen. Das gilt auch für die Acanthomethriden und Foraminiferen (Winter).

Schwierig ist ja auch die Erwerbung einer Zooxanthella nicht, weil diese sich überall im Meer zwischen den Radiolarien herumtreiben.

Die Coelenteraten mit gelben Zellen bieten gegen die Schwämme, gegen Hydra und Convoluta nichts prinzipiell Neues. Immerhin erwähne ich im Anschluß an Buchner, der Literatur und Material ausführlicher behandelt, noch einiges. Wie bei Myrionema (S. 508) bereits angedeutet, sind die farbigen Einwohner in den komplizierteren Fällen auf einzelne Körperteile beschränkt. Sie bevorzugen, wie bei Hydra, das Entoderm. Bei Aglaophenia halten sie sich von den Tentakeln ganz fern, bei den Alcyonarien häufen sie sich gewaltig in den Anhängen der letzteren, den Pinnulae; es

werden nicht nur die einzelnen Zellen, sondern auch die Hohlräume jener Organe gefüllt. Auch in den Tentakeln selber werden sie gefunden usw.

Sehr kompliziert liegen die Dinge bei Velella (Siphonophore). Buchner sagt darüber auf Grund der Untersuchung von Kuskop:

„Die Velellenkolonie stellt ein länglichovales Floß dar, das auf seiner Oberseite ein schräg aufgesetztes, über den Wasserspiegel schauendes ‚Segel' trägt, das auch tatsächlich als solches benutzt wird, an dessen Unterseite aber eine große Anzahl Einzelindividuen hängen, in der Mitte ein großer, zentraler Polyp, der ‚Magen', um diesen eine Menge Polypen, die allein in den Dienst der Fortpflanzung treten (Gonozoide), und nach außen ein weiterer Kranz von Daktylozoiden, das heißt von tentakelähnlich aussehenden Fangindividuen ohne Mundöffnung. Diese letzteren bleiben stets frei von Algen, ohne daß wir wissen, welche Umstände dies bedingen; ja es hat den Anschein, wie wenn schon die Nähe derselben den Algen unangenehm wäre, denn während in den Entodermkanälen, die vom Randstück zum Magen ziehen, sonst reichlich Symbionten liegen, vermißt man sie auch in ihnen, soweit sie über ihre Ansatzstellen hinweggehen. Stets wird ferner das zentrale Magenindividuum von ihnen gemieden und auch die Gonozoide werden, wie wir noch sehen werden, nur rasch und sichtlich widerwillig passiert, wenn die Algen zu den an ihnen knospenden Geschlechtsindividuen, den Medusen, gelangen müssen. Die vornehmste Wohnstätte stellt vielmehr das komplizierte entodermale Kanalsystem dar, das in dem zentralen Floßteil und dem Segel sich ausdehnt, vor allem die zwischen dem Magen und der vielfach gekammerten Luftflasche gelegene sogenannte Leber, dann die das Randstück regelmäßig durchsetzenden, sich vielfach verzweigenden Kanäle und die Röhren, die den Rand des Segels begleiten. Diese letzteren sind vielleicht deshalb so dicht besiedelt, weil hier die besonders intensive Belichtung die besten Bedingungen zu bieten vermag. Die „Leberkanäle" werden interessanterweise nicht gleichmäßig von den gelben Zellen durchsetzt, diese finden sich vielmehr lediglich in den oberen Hälften der Kanäle, die von gewöhnlichen Entodermzellen gebildet werden, nie in den unteren, die aus lebhaft resorbierenden und dazwischen eingestreuten sekretorischen Zellen aufgebaut sind."

Natürlich gibt es der interessanten Beispiele noch mehr.

Was nun den „Infektionsmodus" betrifft, so muß in vielen Fällen jedes Individuum die Algen neu erwerben, wie das schon oben für mehrere Gruppen betont wurde. Bei den Scyphozoen wird die Medusen-Generation von den Algen bevorzugt, das Scyphostoma-Stadium (Polyp) weniger. Die schwärmenden Larven von Phyllorhiza (v. Lendenfeld bei Buchner) sind noch frei von gelben Zellen; „unter Umständen aber nimmt der unscheinbare Polyp schon frei schwärmende Algen in sich auf, in wieder anderen Fällen sind Polypen und junge Medusen noch frei" usw.

Besonders eigenartig verhält sich wieder Velella (Buchner). „Hier entwickeln sich an den ausschließlich in den Dienst der Fortpflanzung tretenden Blastostylen zahlreiche Medusen. Diese werden auf jungen Stadien bereits infiziert. Die fertigen Medusen lösen sich vom Stock, treiben eine Weile an der Oberfläche, um dann in größere Tiefen abzusinken und geschlechtsreif zu werden." Woltereck (bei Buchner) fand nun in diesen Tiefenformen nur degenerierte Xanthellen. Die Algen dürften aufgezehrt werden wie bei den auf S. 504 beschriebenen verdunkelten Schwämmen, denn sie erhalten offenbar dort unten nicht Licht genug. Die Larvenstadien steigen wieder zur Oberfläche und zum Licht empor. Unterwegs nehmen sie erneut Algen auf, und zwar bereits auf recht jungen Stufen.

Alle diese Vorgänge erinnern an die Turbellarien.

Der Hydra ähnlich sind die Vorgänge bei Aglaophenia (Müller-Calé und Krüger), Halesia (Hadži), Millepora u. a. Hier wird das Ei spätestens kurz vor der Reife durch Einwanderung der Xanthellen infiziert. Ganz allgemein bleiben die männlichen Zellchen frei von Algen, ja bei Millepora sind die männlichen Medusen schon algenleer. Diese Vorgänge folgen dem allgemeinen Gesetz, wonach den Spermatozoiden, Spermatien usw. keine Chromatophoren, d. h. keine Organula, mit auf den Weg gegeben werden, welche der Ernährung dienen.

Um die physiologische Bedeutung der Zooxanthellen in den Tieren zu studieren, brachte Brandt Actinien usw. in mehrfach filtriertes Wasser und belichtete einen Teil derselben, während ein anderer verdunkelt wurde. Die belichteten Tiere waren unverkennbar im Vorteil, lebten lange und vermehrten sich in einem Fall, während die verdunkelten viel rascher zugrunde gingen. Dem Tode ging z. B. bei Aiptasia ein Auswerfen der gelben Zellen voraus, die lebenskräftig und entwicklungsfähig blieben.

Ganz einwandfrei scheinen mir die Versuche noch nicht zu sein, schon deswegen nicht, weil man gegen einfach filtriertes Wasser Bedenken erheben kann; in solchem können noch genug Organismen vorhanden sein, welche das Versuchsresultat beeinflussen. Immerhin wird aus ihnen recht wahrscheinlich, daß die gelben Zellen in der Ernährung der von ihnen bewohnten Tiere eine Rolle spielen. Nur fragt sich, in welcher Weise das geschieht. Brandt gibt an, daß die Radiolarien in der Jugend feste Nahrung aufnehmen, er glaubt aber, daß im Alter die gelben Zellen vollauf genügen, um den Wirt am Leben zu erhalten. Er stellt sich vor, daß dies in derselben Weise geschehe, wie bei den Flechten, nämlich durch Abgabe gelöster Stoffe von der Alge an das Tier.

Bütschli hat aber unter anderen darauf hingewiesen, daß die Radiolarien doch jederzeit in der Lage seien, feste Nahrung neben derjenigen zu verarbeiten, welche eventuell die gelben Zellen liefern, und Famintzin fand, daß bei allen Radiolarien ebenso wie bei mehreren Actinien ein Teil der gelben Zellen verdaut wurde. Er schließt daraus, daß im wesentlichen die Ernährung so erfolgt, wie bei Hydra, und daß auch die stärkeähnlichen Massen, welche isoliert im Plasma der Radiolarien gefunden werden, nicht eigene Produkte dieser, sondern wie bei Hydra u. a. Reste halbverdauter Zellen sind.

Winter fand im Plasma von Foraminiferen ebenfalls zahlreiche isolierte Stärkekörner, glaubt aber, sie seien aus den Algen beim Durchtritt derselben durch die engen Öffnungen des Skelettes herausgepreßt. Eine Verdauung bemerkte er nicht.

Vom Zusammenleben der Algen und Tiere kann der Gasaustausch der beteiligten Organismen nicht unberührt bleiben, deshalb haben einige Forscher versucht, diesen zu klären. Am eindeutigsten sind die Versuche von Trendelenburg mit Actinien. Algen*freie* Tiere zeigten im Licht wie im Dunkeln den gleichen Gasaustausch; algen*haltige* dagegen benahmen sich mit Bezug auf diesen wie Meeresalgen. „Die Algen entnehmen nicht nur dem Tier, sondern auch dem umgebenden Wasser reichlich Kohlensäure und scheiden große Mengen von Sauerstoff in das Wasser aus.“ Der von den Algen produzierte Sauerstoff durchsetzt die Körperwand des Tieres, kann also die Zellen des letzteren reichlich versorgen.

Die Photosynthese der Alge erfährt keine grundsätzliche Veränderung; das Verhältnis von $O_2$ zu $CO_2$ hält sich in ähnlichen Grenzen wie bei freilebenden Pflanzen.

Ähnliches dürfte für Hydra, Convoluta u. a. gelten, doch sind die Versuchsresultate bislang nicht so klar. Literatur hierüber bei TRENDELENBURG.

### 3. Größere Algen in Schwämmen.

Die Schwämme sind offenbar sehr aufnahmefähig für die verschiedensten Algen, und so finden wir Vertreter fädiger Chlorophyceen und sogar Florideen mit ihnen vereinigt.

Den einfachsten Fall beschreibt wohl SCHMITZ. Unter dem Namen Gelidium pannosum erwähnt er eine Floridee, welche ein breites, flaches Polster bildet. Dieses besteht aus unregelmäßig verzweigten, „sparrig spreizenden“ Fäden, die sich durch Haftorgane gegenseitig zu einem Netz-

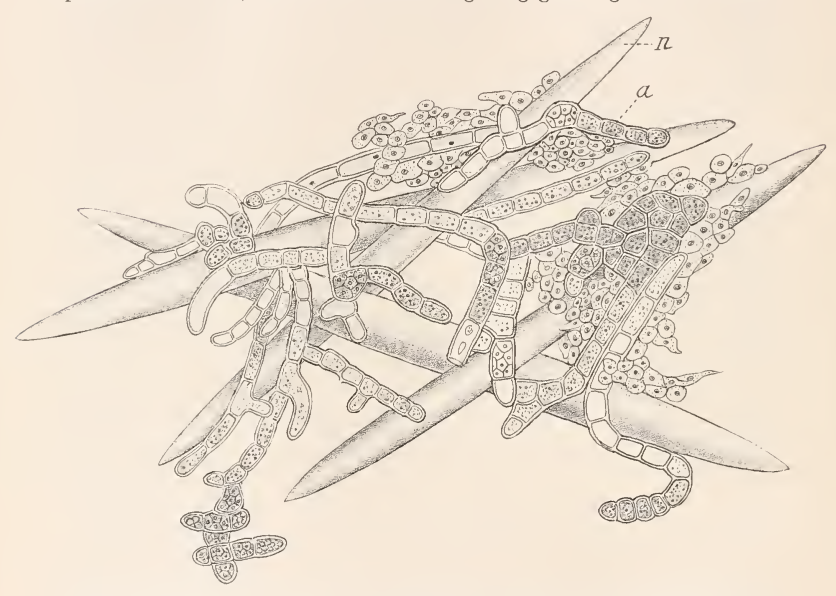



Fig. 793 n. WEBER VAN BOSSE. „*Trentepohlia*“ *(a)* in einem Schwamm, besonders die Nadeln *(n)* überziehend.

werk verketten. Der Wuchs gleicht also etwa dem einer Boodlea (**1**, 358). Abbildungen liegen mir leider nicht vor. Zwischen den Maschen jenes Netzes findet sich nun ein Schwamm, der die Hohlräume als Wohnung benutzt. Er läßt aber einzelne Stellen des Polsters frei, und da an den schwammfreien Thallusabschnitten die Sprosse ebenso gebaut sind wie an den schwammdurchsetzten, handelt es sich hier wohl nur um die Aufsuchung einer Wohnung durch den Schwamm, nicht aber um eine wesentliche gegenseitige Beeinflussung. Das gilt auch wohl bezüglich der von LIEBERKÜHN erwähnten Schwämme, welche eine Polysiphonia umwachsen, ohne deren Struktur zu ändern.

Umgekehrt dürfte es sich um ein Einmieten der Alge handeln bei der Trentepohlia spongophila, welche WEBER VAN BOSSE in Ephydatia

(Spongilla) fluviatilis entdeckte. Die Alge bildet auf und in dieser grüne Flecken, welche nicht selten auch zusammenfließen. Aber einzelne Teile des Schwammes dürften immer frei bleiben. Ob wirklich eine Trentepohlia vorliegt, mag dahingestellt sein; ich würde die Alge lieber zu den Chaetophoreen bringen, Magnus nennt sie Gongrosira.

Das Pflänzchen bildet kurzgliederige, verzweigte Fäden, welche das Gewebe des Schwammes durchwachsen und mit besonderer Vorliebe um die Kieselnadeln desselben pseudoparenchymatische Scheiden bilden (Fig. 793). Die Gliederzellen bilden Zoosporen (Gameten?), welche zu neuen Fadensystemen, vielleicht zum Teil in demselben Schwamm werden.

Als einfacher Endophyt muß auch wohl das Rhodochorton membranaceum gelten, das F. E. Schultze an den Hornfasern und zwischeu deren sich konzentrisch umschließenden Lamellen fand. Es lebt hier wie bei Sertularia (S. 464). Auch das von Lieberkühn in ähnlicher Lage aufgefundene Callithamnion wird ein Rhodochorton sein.




Fig. 794. *Marchesettia spongioides* n. Askenasy. *1* Zweig derselben mit abgebrochenen Seitentrieben. *2* Längsschnitt durch ein Astende. *3* Querschnitt durch einen Zweig. *a* Alge, *sw* Schwamm.

Eine eigentliche Symbiose dürfte aber bei dem Ceratodictyon (Marchesettia) spongioides Zanard. vorliegen, welches schon von Semper beobachtet, von Hauck, Marchesetti und Askenasy, auch von Schmitz (Engler-Prantl) mehr oder weniger ausführlich beschrieben wurde.

Die einzelnen Sprosse unserer Alge, einer Floridee, sind vielzellig, reich verzweigt (Fig. 794, *2*, *3*) und wiederum mit Hilfe von Haftorganen, die wohl an den Zweigspitzen entstehen, zu einem dichten Netzwerk verkettet. Die Maschen desselben werden von dem Schwamme ausgefüllt (Fig. 794, *3*), und die ganze Alge wird auch auf ihrer Außenseite vom Schwamm netzig überzogen, kommt also mit dem Seewasser kaum in Berührung; nur die fruchttragenden Sprosse treten am Gipfel aus der Masse frei hervor. Für die Mundöffnungen der Spongie sind im Netzwerk des Algenkörpers größere Maschen vorgesehen resp. ausgespart, und so unterliegt es keinem Zweifel, daß hier sehr enge Beziehungen zwischen den

beiden Organismen vorhanden sind. Fraglich ist nur, wer von beiden bei diesem Zusammenleben dominiert. Im allgemeinen ist man geneigt anzunehmen, daß der Schwamm im wesentlichen die Form bestimme. Doch ist das nicht erwiesen, weil der Beginn der Symbiose niemals zur Beobachtung kam. Wahrscheinlich dringt die Alge in den Schwamm ein, denn sie wurde bislang niemals, der Schwamm dagegen häufiger isoliert beobachtet, ja es wird sogar vermutet, daß verschiedene Schwämme das nämliche Ceratodictyon aufzunehmen imstande sind.

Freilich halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß die Floridee unerkannt ebenfalls im Freien lebt. Ein solcher Gedanke wird nahe gelegt durch die Befunde von WEBER VAN BOSSE, an der unten zu besprechenden Struvea.

Schon vor längerer Zeit fand SCHMITZ Codiophyllum (Thamnoclonium) decipiens in einem Schwamm. CARTER erwähnt ein Thamnoclonium flabelliforme in Spongien. LIEBERKÜHN sah einige andere Florideen in

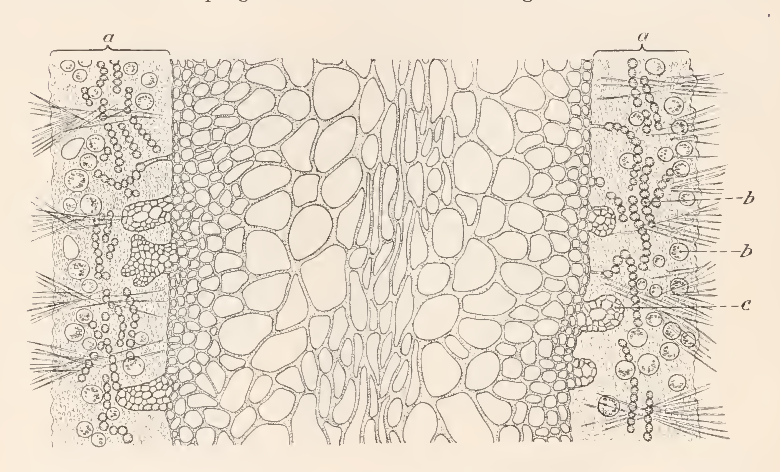



Fig. 795. *Thamnoclonium Treubii* mit Schwamm n. WEBER VAN BOSSE. *a* Schwamm, *b* kettenförmige Äste und losgelöste Zellen, *c* kurze Seitenäste der Alge.

ähnlicher Lage usw. Die Sache war wenig geklärt, neuerdings aber hat WEBER VAN BOSSE ein Thamnoclonium Treubii beschrieben, bei welcher der Schwamm die ganze Floridee überzieht. Die Alge scheint nicht wesentlich deformiert zu sein; sie entsendet in das Tier kurze derbe Äste und außerdem erheben sich von ihrer ganzen Oberfläche einzellige Fortsätze und beginnen (Fig. 795) Reihen kugeliger Zellen abzuschnüren, die gekrümmt in dem Schwamm liegen. Die Endzellen der Reihen lösen sich los und verteilen sich in dem Tier unter ganz erheblicher Vergrößerung. Was aus diesen Zellen wird, ist unklar; fast scheint es, als ob sie von dem Schwamm getötet und verdaut würden.

WEBER VAN BOSSE fand weiter in dem Schwamm Halichondria eine grüne Alge eingeschlossen, welche mit Struvea (1, 361) minutula Kütz. identisch sein dürfte. Diese Alge ist von den verschiedensten Standorten

isoliert bekannt. Der Schwamm bildet Polster, von welchen sich mehr oder weniger starke Vorsprünge warzenartig erheben (Fig. 796, *1*). Grüne Algenfäden, welche unregelmäßig verzweigt und an manchen Stellen mit Querwänden versehen sind, durchwachsen die Kanäle des Schwammes (Fig. 796, *2*) und durchziehen so Polster und Warzen. Man würde sie kaum zur Struvea hinzuzählen, wenn nicht einzelne Warzen eine besondere Ausbildung erführen. Sie vergrößern sich nämlich etwas (Fig. 796, *1*, *b*) und lassen an ihrem Scheitel die Algen pinselförmig frei hervortreten, die nun hier, nicht mehr in direkter Berührung mit dem Tier, sich zu normalen Sprossen der

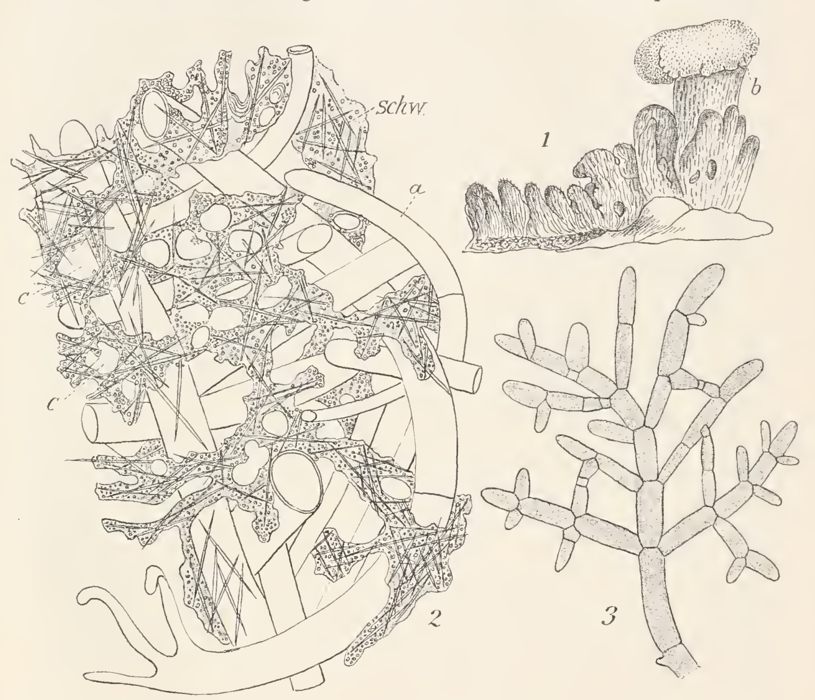



Fig. 796 n. Weber van Bosse. *1 Halichondria* mit *Struvea*, welche bei *b* hervortritt. *2* Stück eines Querschnittes aus dem Schwamm *(schw)*, dessen Kanäle *(c)* von der Alge *(a)* durchwachsen werden. *3* Die *Struvea* isoliert.

Struvea (Fig. 796, *3*), entwickeln. Danach unterliegt es keinem Zweifel, daß hier der Schwamm einen bestimmenden Einfluß auf die Wachstumsweise der Alge ausübt.

Die eingeschlossenen Fäden der Struvea sind nach Weber van Bosse höchst wahrscheinlich identisch mit der Spongocladia vaucheriaeformis Areschoug, welche wohl zuletzt Murray und Boodle bearbeitet haben; und es ist nun zu untersuchen, ob alle Spongocladia-Arten, welche diese und andere Autoren anführen, als modifizierte Fäden anderer Siphonocladiaceen aufzufassen sind. Freilich bedarf dann wohl die Sporenbildung, welche

Murray und Boodle schilderten, ebenso erneuter Prüfung, wie die Angaben und Abbildungen von Hauck.

F. E. Schultze u. a. fanden Cyanophyceen in Schwämmen; auf sie soll hier nicht weiter eingegangen werden.

## 4. Cyanophyceen.

Viel behandelt sind die in Azolla, Cycas, Gunnera usw. lebenden Blaualgen; ich bespreche sie hier nicht, nur einen Organismus hebe ich heraus, nämlich Fritz v. Wettsteins Geosiphon (Fig. 797). Es handelt sich um einen farblosen Organismus, der in seiner Wachstumsweise dem Botrydium sehr ähnlich und wohl auch mit diesem verwandt ist, und wie dieses auf feuchtem Boden lebt. Ziemlich große Blasen erheben sich über das Substrat; in demselben kriechen querwandlose Fäden, die zum Teil der Nahrungsaufnahme dienen, zum Teil aber auch neue Blasen bilden, indem sie an den Zweigenden anschwellen und sich über den Boden erheben. Chromatophoren fehlen dem Organismus; statt dessen führt er in den Blasen reichlich Nostoc-Fäden (Fig. 797). Diese werden auch immer wieder auf die jungen Blasen durch Vermittlung der kriechenden Wurzelfäden übertragen. Man muß wohl annehmen, daß eine Botrydium-ähnliche Alge auf Grund der Symbiose mit dem Nostoc ihr eigenes Chlorophyll eingebüßt habe.



Fig. 797. *Geosiphon*, Längsschnitt n. Wettstein.

An dieser Stelle verdient auch Lauterborns Paulinella eine Erwähnung. Das ist ein Rhizopode des Süßwassers, welcher in seinen Zellen zwei gekrümmte blaugrüne chromatophoren-ähnliche Körper führt. Diese besitzen eine intensiv blaugrüngefärbte äußere Schicht und ein fast oder ganz farbloses Innenstück. Lauterborn stellt die gewiß berechtigte Frage, ob hier eine — vielleicht Oscillarien-ähnliche — Alge mit dem Rhizopoden in Symbiose lebe. Sicher zu entscheiden war die Sache aber nicht.

## 5. Chlorobakterien.

Ganz besondere Bildungen stellen farblose Protisten dar, welche mit eiförmigen usw. Zellen zusammenleben, die, blaugrün gefärbt, entweder zu den Cyanophyceen gehören oder wohl eher als grünlich gefärbte Bakterien (Chlorobakterien) in eine besondere Gruppe gestellt werden müssen. Buder nannte Chloronium mirabile eine Genossenschaft, die Lauterborn schon früher als Chlorochromatium aggregatum bekannt gegeben hatte. Nach Buder wird ein farbloser, mit einer Geißel versehener, spindelförmiger Organismus (Bakterium?) von Chlorobakterien bedeckt, die in regelmäßigen Reihen angeordnet erscheinen. Die beiden Symbionten können unabhängig voneinander leben. Bei Lauterborns Amoeba chlorochlamys stehen die farbigen Bakterien in Stäbchenform dicht gedrängt auf der Oberfläche der farblosen Zelle, bei den Formen, welche Pascher alsbald nach dem Erscheinen von

Buders Arbeit beschrieb — er spricht von Syncyanosen — kommt außer Bakterien auch eine Oikomonas als farbloser Anteil in Frage; zudem wird das Vorkommen einer kleinen blaugrünen Form in der Gallerte einer Protococcoidee erwähnt. Gerade letztgenannter Fall dürfte weitere Untersuchung erfordern.

## Allgemeines.

Ziehen wir das Fazit aus unserem Bericht über das Vorkommen von farbigen Organismen in Gemeinschaft mit farblosen, so kann man wohl eine vollständige Reihe aufstellen (vgl. auch Vouk), welche beginnt mit Fällen, in welchen nur ein lockerer und gelegentlicher Verband unter den Genossen hergestellt wird, und endigt mit anderen, in welchen der eine ohne den anderen dem Tode verfallen ist. Eine lockere Bindung wird bei den Flechten gegeben sein, in welche die Trentepohlien eingehen (S. 495) oder bei Frontonia u. a., während die Pilze, welche Haustorien in die Algenzellen entsenden, oder die Hydren, die Radiolarien, welche die Algen verdauen, auf Gedeih und Verderb mit diesen verbunden sind. Will man auch das letztere noch bezweifeln, muß man doch zugeben, daß Geosiphon (S. 518) ohne die Blaualge nicht existenzfähig ist. Freilich, nicht immer können wir sagen, an welcher Stelle jener Reihe ein uns vorliegender Organismus könne eingereiht werden. Das gilt z. B. von den Algen und manchen Schwämmen; hier sind wir im Unklaren über die Leistungen, welche den beiden Kommensalen zugewiesen sind.

Ich habe aus der ersten Auflage den Ausdruck Symbionten beibehalten, weil er landesüblich ist; möchte aber nochmals sagen, daß er offensichtlich (vgl. S. 500) nur für gewisse Fälle noch zutrifft. In allen Gruppen (Flechten, Hydra, Radiolarien) ist die Ausnutzung der farbigen Zellen bei gewissen Typen ins Extrem getrieben und von einem Parasitismus nur noch wenig verschieden.

Schon seit langer Zeit (vgl. Pfeffer) ist die Auffassung vertreten worden, daß die Zelle der höheren Pflanzen keine Einheit sei, daß vielmehr die Organe des Plasmaleibes zu verstehen seien aus einer Symbiose. Mereschkowsky und Famintzin sind dafür besonders eingetreten. Ich teile ihre Meinung nicht, darf aber doch zwei Tatsachen nicht unterdrücken, die zugunsten jener Forscher sprechen. Bei Geosiphon sind die Chromatophoren ersetzt durch die Zellen von Blaualgen, welche ihrerseits unverkennbar die Photosynthese besorgen. Nach Lauterborn bohren die Rotatorien Anopus Testudo und Hudsonella Peridineen an, und „schlürfen sie aus". Die übergetretenen Chromatophoren bleiben sehr lange im Magen der Rotatorien erhalten. Mag es sich im letzten Fall um eine verlangsamte Verdauung handeln, so gibt doch der erstere mancherlei zu denken; könnte er uns doch, wie Brehm will, die seltsame Paulinella Lauterborns erklären, bei welcher (S. 518) vom verschluckten Organismus nur die Chromatophoren erhalten geblieben wären. Doch kann dieser Fall auch ähnlich wie Geosiphon gedeutet werden.

## Literatur.


Artari, A., Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20**, 172.

—, Über die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen. Das. 1902. **20**, 201.

Askenasy, E., Algen (v. d. Gazelle-Expedition). Forschungsreise S. M. S. Gazelle 1874 bis 1876. Bd. 4. Botanik. Berlin 1889.

Atkinson, G. F., A parasitic alga. Rhodochytrium Spilanthidis. Lag. in North-America. Bot. Gazette. 1908. **46**, 299.

Bachmann, E., Kalklösende Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1915. **33**, 45.

—, Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Unterlage. III. Bergkristall und Flint. Ebenda. 1917. **35**, 464.

—, Neue Flechtengebilde. Ebenda. 1918. **36**, 150.

—, Der Thallus der Kalkflechten mit Chroolepus-, Scytonema-, und Xanthocapsa-Gonidien. Nova Acta. Leopold. 1919. **105**.

Baranetzki, Beiträge zur Kenntnis der Flechtengonidien. Mélanges biol. de l'Acad. de St. Pétersbourg. 1867. **6**. Pringsh. Jahrb. 1886. **7**.

Barton, E. S., On structure and development of Soranthera Post. et Rupr. Journ. Linnean soc. bot. 1889. **33**, 479.

Batters, E. A. L., On Schmitziella, a new genus of endophytic Algae belonging to the order Corallinaceae. Ann. of bot. 1892. **6**, 185.

—, On Conchocoelis a new genus of perforating algae. Phycological memoirs I, 1892. S. 25.

—, Some new British marine Algae. Journ. of bot. 1896.

—, New or critical British marine Algae. Das. 1897.

Baumann, Vegetation des Untersees (Bodensee), Stuttgart 1911.

Bary, A. de, Morphologie und Biologie der Pilze. 1. Aufl. 1866. 2. Aufl. 1884.

Beijerinck, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. **48**, 725.

—, Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine. Zentralbl. f. Bakt. und Parasiten-Kunde. 1. Abt. 1893. **13**, 368.

—, Chlorella variegata, ein bunter Mikrobe. Rec. trav. bot. Néerland. 1904. **1**, 14.

Bonnier, G., Recherches sur la synthèse des Lichens. Ann. sc. nat. bot. 1889. **7**. sér. **9**, 1.

Börgesen, F., The marine Algae of the Faeröes. Botany of the Faeröes. II. Kopenhagen 1902.

Bornet, E, Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. sc. nat. bot. 5. sér. **17**, 1.

— et Flahault, Ch., Sur quelques plantes vivantes dans le test calcaire des Mollusques. Bull. soc. bot. de France. 1889. **36**, 31.

Brandt, K., Die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 1. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1882. S. 125. 2. Mitt. Zoolog. Stat. Neapel 1883. S. 191.

Brehm, V., Reflexionen über zwei neue Schizophyceen-Symbiosen. Naturwiss. Wochenschrift 1917. **32**, 287.

Buchner, P., Tier und Pflanze in intracellularer Symbiose. Berlin 1921.

Buder, J., Chloronium mirabile. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **31**, 80.

Buscalioni, L., Osservazioni sul Phyllosiphon Arisari Khne. Ann. del R. Ist, bot. di Roma. 1898. **7**.

Bütschli, Protozoen. Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreiches. **1**.

Carpenter, P. H., On the supposed presence of symbiotic algae in Antedon rosea. Quarterly Journ. of micr. sc. New. Ser. **27**, 379.

Carter, Parasites of the Spongida. Ann. Mag. nat. hist. 1878. 5. ser. **2**, 162.

—, Contributions to our Knowledge of the Spongida. Das. 1879. 5. ser. **3**, 344.

Caullery, M., Ellobiopsis Chattoni, n. g. n. sp. Parasite de Calanus Helgolandicus Claus, appartenant probablement aux Péridiniens. Bull. scientif. de la France et de la Belg. 1910. 7. sér. **44**, 201.

Cayeux, L., Existance de nombreuses traces d'Algues perforantes dans les minerais de fer oolothique de France. C. r. 1914. **158**, 1539.

Chatton, Ed., Note préliminaire sur trois formes nouvelles du genre Blastodinium Chatton. Bull. de la Soc. zoolog. de France. 1908. **33**, 134.

CHATTON, ED., Paradinium Poucheti, n. g. n. sp., Flagellé parasite d'Acartia clausi Giesbrecht (Copépode Pélagique). Compt. rend. des séances de la Soc. Biolog. 1910. **69**, 344.
—, Sur l'existence de Dinoflagellés parasites coelomiques. Les Syndinium chez les Copépodes pélagiques. Compt. rend. 1910.
—, Sur divers parasites de Copépodes pélagiques observés par M. Apstein. Compt. rend. 1911. **153**, 474.
Weitere Arbeiten nicht zugänglich.

CHEMIN, E., Sur le parasitisme de Sphacelaria bipinnata Sauvageau. Compt. rend. 1922. **174**, 245.

CHODAT, R., Sur deux algues perforantes de l'île de Man. Bull. herb. Boiss. 1897. **5**, 712.
—, Sur les algues perforantes d'eau douce. Das. **6**, 434.
—, Etudes de biologie lacustre. Bull. de l'herb. Boissier. 1898. **6**.
—, Monographie d'Algues en culture pure. Beitr. z. Kryptogamenflora der Schweiz. **4**. Bern 1913.

CIENKOWSKY, L., Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 1871. **7**, 372.

COTTON, A. D., On some endophytic Algae. Journ. of. Linn. soc. 1906. **37**, 288.

DANILOV, A. N., Über das gegenseitige Verhältnis zwischen den Gonidien und dem Pilzkomponenten in der Flechte. Russ. mit deutschem Résumé. Bull. jard. imp. bot. St. Petersburg. 1910. Nr. 2.
—, The relation between gonidia and hyphae in Lichens. Journ. of Bot. 1918. **56**, 169.

DANTEC, F. LE, Recherches sur la symbiose des algues et des protozoaires. Ann. de l'Institut Pasteur. 1892. **6**, 190.

DARBISHIRE, O. V., Chantransia endozoica Darbish., eine neue Florideen-Art. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 13.
—, On Actinococcus and Phyllophora. Ann. of Bot. 1889. **13**, 253.

DERBÈS, M., Description d'une nouvelle espèce de Floridée etc. Ann. des sc. nat. bot 1856. 4. sér. **5**, 209.

DOFLEIN, F., Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena 1916.

EDDELBÜTTEL, H., Über die Kenntnis des parasitären Charakters der als Parasiten bekannten Florideen. Botan. Zeitung. 1910. 2. Abt. S. 186.

EICHLER, B., Sur une Algue du genre Cladophora causant la mort du Lymnaeus stagnalis. Wszechświat. 1901. **20**, 656. Ref. Botan. Zentralbl. **90**, 669.

ELENKIN, A., Die Symbiosen als abstrakte Auffassung des beweglichen Gleichgewichts der Symbionten. Russ. 1905.

ELFVING, Fredr., Untersuchungen über die Flechtengonidien. Acta soc. scient. Fumicae. 1913. **44**, Nr. 2.

ENGELMANN, W., Über tierisches Chlorophyll. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Phys. 1883. **32**, 80.

ENTZ, G., Über die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere. Biolog. Zentralbl. 1881. **1**.
—, Das Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Das. 1882. **2**, 451.

MC. FADDEN, M. E., On a Colacodasya from Southern California. Universiy of California publicat. in Bot. 1910—1913. **4**, 143.

FALKENBERG, P., Rhodomeleen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1901. **26**. Monographie.

FAMINTZIN, A., Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. I. II. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. 1899. 7. sér. **36**. III. Das. 1891. 7. sér. **38**.
—, Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Biol. Centralbl. 1907. **27**, 353. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**, 435.
— und BARANETZKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gonidien- und Zoosporenbildung bei Physcia parietina de Not. Bot. Ztg. 1867. **25**, 189. 1868. **26**, 169.

FITTING, H., Über die Beziehungen zwischen den Epiphyllen-Flechten und den von ihnen bewohnten Blättern. Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1910. 3. suppl. S. 505.

FOREL, Remarques sur la sculpture des galets de grèves des lacs Suisses. Acta soc. helv. d. sc. nat. Bern 1878. Le Leman. III. 1901.

FRANK, A. B., Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1876. **2**, 123.

FRANKE, M., Über Phyllosiphon Arisari. Jahresb. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1882. **60**, 195.
—, Endoclonium polymorphum. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1883. **3**, 365.

FREEMAN, E. M., Observations on Chlorochytrium. Minnesota botan. stud. 1899. **2**.

FRITSCH, F. E., Problems in aquatic biology, with special reference to the study of algal periodicity. The new phytologist. 1906. **5**, 149.

GEDDES, P., On the nature and functions of the „Yellow Cells“ of Radiolarians and Coelenterates. Proceed. of the royal soc. of Edinburgh. 1881/82. **11**, 377.

—, A Re-Statement of the Cell-Theory usw. Das. 1882/1884. **12**, 266.

GLÜCK, H., Ein deutsches Coenogonium. Flora 1896. **82**, 268.

GRAFF, L. v., Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Zoolog. Anzeiger. 1884. **7**, 520.

—, Die Organisation der Turbellaria acoela. Mit einem Anhang über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta Roscoffensis von G. HABERLAND. Leipzig 1891.

GRUBER, A., Über grüne Amöben. Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1899. **11**, 59.

HABERLANDT, G., s. GRAFF.

HÄCKEL, E., Entwurf eines Radiolarien-Systems auf Grund von Studien der CHALLENGER-Radiolarien. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. 1882. **15**, 418.

—, Über die Ordnung der Radiolarien. Das. 1884. **17**, 18.

HADŽI, J., Vorversuche zur Biologie von Hydra. Archiv für Entwicklungsmechanik. 1906. **22**, 38.

—, Über die Symbiose von Xanthellen und Halecium ophioides. Biolog. Zentralblatt. 1911. **31**, 85.

HAMANN, Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. **37**, 458.

HANSGIRG, Beitrag zur Kenntnis der Algengattungen Entocladia und Pilinia usw. Flora. 1888. **71**, 499.

HAUCK, F., Über das Vorkommen von Marchesettia spongioides Hauck in der Adria usw. Hedwigia 1889. **28**, 175.

—, Cenni sopra alcune alghe del Oceano Indica. Atti del Mus. civ. di storia nat. Trieste. 1884. **12**.

HÄYREN, Beobachtungen bei Kultur von Flechtengonidien. Comptes rend. du Congrès des naturalistes et med. du Nord à Helsingfors. 1902. Sect. 7, 31.

HEDLUND, T., Über den Zuwachsverlauf bei kugeligen Algen während des Wachstums. Botaniska Studier tillägnade F. R. KJELLMAN. Upsala 1906.

HERTWIG, R., Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphaerozoiden und Thalassicolliden. Leipzig 1891.

—, Der Organismus der Radiolarien. Jen. Denkschr. 1879. **2**[3].

HIERONYMUS, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. 1. Glaucocystis nostochinearum Itzigs. COHNs Beiträge z. Biol. d. Pfl. 1892. **5**, 461.

HOVASSE, R., Sur un Péridinien parasite intracellulaire des Vélelles. C. r. 1922. **174**, 1745.

HUBER, J., Sur l'Aphanochaete repens A. Br. et sa réproduction sexuée. Bull. soc. bot. de France. 1894. **51**.

—, Contributions à la connaissance des Chaetophorées épiphytes et endophytes et leurs affinités. Ann. sc. nat. bot. 1893. 7. sér. **16**, 265.

— et JADIN, F., Sur une nouvelle algue perforante d'eau douce. Journ. de bot. 1892.

JENNINGS, A. V., Note on the occurrence in New-Zealand of two forms of peltoid Trentepohliaceae and their relation tho the Lichen-Strigula.

—, On two new species of Phycopeltis from New-Zealand. Proc. R. soc. of New-Zealand. 1895. **3**.

JENSEN P. BOYSEN, Über Steinkorrosionen an den Ufern von Furesö. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydr. 1909. **2**, 163.

ILTIS, H., Über eine Symbiose zwischen Planorbis und Batrachospermum. Biol Centralbl. 1913. **33**, 685—700.

ITZIGSOHN, H., Kultur der Glaucogonidien von Peltigera canina. Bot. Ztg. 1868 **26**, 185.

JUST, L., Phyllosiphon Arisari. Bot. Ztg. 1882. **40**, 1.

KAMMERER, P., Symbiose zwischen Oedogonium undulatum mit Wasserjungferlarven. Wiesner-Festschr. 1908. S. 239.

—, Symbiose zwischen Libellenlarve und Fadenalge. Archiv f. Entw.-Mechanik. 1908. **25**.

KARSTEN, G., Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 1891. **10**, 1.

KEEBLE, F., Plant-Animals. A study in Symbiosis. Cambridge 1910.

Keeale, F., and Gamble, F. W., On the isolation of the infecting organism („Zoochlorella“) of Convoluta roscoffensis. Proc. roy. soc. sér. B. **77**, 66.
—, The origin and nature of the green cells of Convoluta roscoffensis. The quarterl. journ. of microsc. sc. 1907. **51**, 167.

Kessler, Zoochlorella. Ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose. Arch. Anat. u. Physiol. Abt. f. Physiol. 1882. S. 490.

Kirchner, O., Über die Entwicklungsgeschichte einiger Chaetophoreen. Tgbl. d. 54. Vers. d. Naturf. u. Aerzte in Salzburg. 1881.

Klebs, G., Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg. 1881. **39**, 249.
—, Symbiose ungleichartiger Organismen. Biol. Zentralbl. 1882. **2**, 289.

Kny, Über einige parasitische Algen. Ber. d. berl. Ges. f. naturf. Freunde. Bot. Ztg. 1873. **31**, 139.

Krüger, W., Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Bäume. 2. Über zwei aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen. Zopfs Beitr. z. Physiol. u. Morphol. nied. Algen. 1894. Heft 4.

Kuckuck, P., Choreocolax albus n. sp. Ein echter Schmarotzer unter den Florideen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1894. S. 983.
—, Die Gattung Microsyphar (Beitr. z. Kenntnis der Meeresalgen). Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgol. 1897. N. F. 2.
—, Über den Bau u. die Fortpflanzung von Halicystis u. Valonia. Botan. Zeitung. 1907.

Kühn, J., Über eine neue parasitische Alge, Phyllosiphon Arisari. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Halle 1878. Bot. Ztg. 1879. **37**, 322.

Kylin, Harald, Studium über die Algenflora der schwedischen Westküste. Diss. Upsala 1907.
—, Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. Archiv für Botanik. 1910. **10**, Nr. 1.

Lagerheim, G. von, Codiolum polyrrhizum n. sp. Ett bidrag till kännedomen om slägtet Codiolum A. Br. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar. 1885. **42**, No. 8.
—, Über einige neue Arten der Gattung Phyllosiphon Kühn. La nuova Notarisia. 1892. ser. 3, 121.
—, Trichophilus Neniae Lag., eine neue epizoische Alge. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**, 514.
—, Rhodochytrium nov. gen. Eine Übergangsform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen. Bot. Ztg. 1893. **51**, 43.

Lankester, R. E., On the Chlorophyll-corpuscules and amyloid deposits of Spongilla and Hydra. Quart. Journ. of micr. sc. 1882. **22**, 229.
—, Archerina Boltoni a chlorophyllgenous Protozoon allied to Vampyrella Cienk. Das 1885. **25**, 61.

Lauterborn, Rob., Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm (Carterius Stepanowi Dgb.) usw. Biol. Centralbl. 1902. **22**, 519.
—, Zur Kenntnis der sapropel. Flora. Allg. bot. Zeitschr. (Kneucker). 1906.
—, Gallerthüllen bei loricaten Plancton-Rotatorien. Zoolog. Anzeiger. 1908. **33**.
—, Die sapropel. Lebewelt. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1915. **13**, 394.

Lehmann, E., Über Hyella Balani nov. spec. Nyt mag. f. naturvidensk. **41**, 77.

Lieberkühn, N., Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1859. S. 363.

Limberger, Alfr., Über die Reinkultur der Zoochlorella aus Euspongilla lacustris und Castrada viridis Volz. Sitz.-Ber. der Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 1918. **127**[1], 395.

Lind, K., Über das Eindringen von Pilzen in Kalkgesteine und Knochen. Pringsh. Jahrb. 1889. **32**, 603.

Linkola, K., Kulturen mit Nostoc-Gonidien der Peltigera-Arten. Annales soc. zool.-bot. Fennicae Vanoma. 1920. **1**.

Lohmann, H., Beitr. z. Charakterisierung des Tier- und Pflanzenlebens in den von der „Deutschland“ während ihrer Fahrt n. Buenos Ayres durchfahrenen Gebieten des Atlant. Oceans. Int. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. 1912. **5**, 343.

Magnus, P., Eine kurze Bemerkung zur Cladophora spongophila Koorders. Beibl. Hedwigia. **41**, 23.
—, und Wille, N., Untersuchung der auf der Süßwasserschlange Herpeton tentaculatum Lacepède aus Bangkok in Siam wachsenden Algen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin. 1882.

MAIRE, R., Remarques sur une Algue parasite (Phyllosiphon Arisari). Bull. soc. bot. de France. 1908. **55**, 162.
MARCHESETTI, C., Sul un nuovo caso di simbiosi. Atti del Museo Civ. di storia naturale. 1884. **7**, 239.
MERESCHKOWSKY, C., Theorie der zwei Plasmaarten usw. Biol. Centralbl. 1910. **30**, 228.
MÖBIUS, M., Conspectus algarum endophyt. Nuova Notarisia. 1891. **4**, 221. Biol. Zentralbl. **9**, 545. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1891. **4**.
MÖLLER, A., Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Unters. aus d. bot. Inst. Münster i. W. 1887.
—, Über eine Telephoree, welche die Hymenolichenen Cora, Dictyonema und Laudatea bildet. Flora 1893. **77**, 254.
MORTENSEN, TH. et KOLDERUP ROSENVINGE, L. Sur quelques plantes parasites dans des Échinodermes. D. k. d. Vid. Selsk. Overs. 1910. S. 339.
MÜLLER-CALÉ, KURT und KRÜGER, EVA, Symbiontische Algen bei Aglaophenia Helleri und Sertularella Polyzonias. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel 1913. **21**, 51.
MURRAY, G. and BOODLE, L. A., On the structure of Spongocladia Aresch. with an account of new forms. Ann. of bot. 1888/89. **8**, 169.
NADSON, G., Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta bot. Horti Petropolit. 1900. **18**, 35.
NICOLAS, G., Sur le parasitisme du Phyllosiphon Arisari Kühn. Bull. soc. hist. nat. Afrique du Nord. 1912. **4**, 82.
NIENBURG, W., Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus. Zeitschr. f. Botanik. 1917. **9**, 529.
—, Studien z. Biologie der Flechten. Ebenda. 1919. **11**, 1.
OLTMANNS, FR., Über einige parasitische Meeresalgen. Bot. Ztg. 1894. I. Abt. S. 207.
PASCHER, A., Über Symbiosen von Spaltpilzen und Flagellaten mit Blaualgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 339.
PAVILLARD, J., Observations sur les diatomées. Bull. soc. bot. de France. 1913. **60**, 133.
PEIRCE, G. J., The nature of the association of Alga and Fungus in Lichens. Proceed. Kaliforn. Acad. of Sc. 3. ser. Bot. 1899. **1**.
PETER, A., Über eine auf Tieren schmarotzende Alge. Tagebl. d. 59. Naturf. Vers. Berlin 1886. S. 191.
PFEFFER, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig.
PORTER, H. C., Abhängigkeit der Breitling- und Unterwarnow-Flora vom Wechsel des Salzgehaltes. Diss. Rostock. 1894.
POTTER, M. C., Note on an Alga (Dermatophyton radicans) growing on the european Tortoise. Journ. Linn. soc. Bot. 1888. **24**, 251.
PRATJE, OTTO, Fossile kalkbohrende Algen (Chaetophorites gomontoides) in Liaskalken. Centralbl. f. Min. usw. 1922. S. 299.
PRINGSHEIM, N., Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen. Abh. d. Berliner Akad. 1861. Ges. Abh. Bd. 1.
PRINGSHEIM, E. G., Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. Vorl. Mitt. Zeitschr. f. Naturwiss. 1915. S. 26.
—, Die Kultur von Paramaecium Bursaria. Biol. Centralbl. 1915. **35**, 375.
RATHBONE, M., Notes on Myriactis Areschougii and Coelodesme californica. Journ. of the Linn. Soc. Bot. 1914. **35**, 670.
RATTRAY, New cases of epiphytisme amongst algae. Transact. etc. soc. bot. Edinburgh. 1886. **16**, 209.
REED, M., Two new Ascomycetous Fungi parasitic of marine Algae. Univers. of California Publications. Botany. 1902. **1**. Nr. 2.
REESS, Über die Entstehung der Flechte Collema glaucescens. Monatsber. d. Berliner Akad. 1871.
REINKE, J., Zwei parasitische Algen. Bot. Ztg. 1879. **37**, 473.
—, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen. Bibl bot. 1891. **23**.
—, Abhandlungen über Flechten. 1—IV. Pringsh. Jahrb. 1894. **26**. — 1895. **29**.
REINSCH, P., Beobachtungen über entophyte und entozoische Pflanzenparasiten. Bot. Ztg. 1879. **37**.
RICHARDS, H. M., On the structure and development of Choreocolax Polysiphoniae R. Proc. Amer. Acad. 1891. **26**, 46.
ROSENVINGE, KOLDERUP, L., Grönlands Hafalger. 1. Meddelelser om Grönland. 1893. **3**. 2. Das. 1898. **20**.
SALOMON, HANS, Über das Vorkommen und die Aufnahme einiger wichtiger Nährsalze bei den Flechten. Jahrb. f. wiss. Botanik. 1914. **54**.

SAUVAGEAU, C., Sur quelques algues phéosporées. Journ. de bot. 1892. 6.
—, Sur les algues, qui croissent sur les Araignées de mer, dans le golfe de Gascogne. Compt. rend. 1889. **128**, 696.
—, Influence d'un parasite sur la plante hospitalière. Comptes rendus 1900. **130**, 343.
—, Remarques sur les Sphacélariacées. Journ. de Bot. 1900—1904. Schluß separ. 1914.
—, Observations biologiques sur le Polysiphonia fastigiata Grev. Rec. trav. néerl. 1921. S. 213.
SGHAUDINN, F., Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Anh. Abt. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1899.
SCHEWIAKOFF, W., Bemerkung zu der Arbeit von Prof. FAMINTZIN über die Zoochlorellen. Biolog. Zentralbl. 1891. **11**, 475.
SCHMITZ, Fr., Phyllosiphon Arisari. Bot. Ztg. 1882. **40**.
—, Knöchelförmige Auswüchse an den Sprossen einiger Florideen. Das. 1892. **50**, 624.
—, Die Gattung Actinococcus Kütz. Flora. 1893. **51**, 367.
—, Marine Florideen von Deutsch-Ostafrika. ENGLERs bot. Jahrbüch. 1895. **21**, 144. — Florideen in ENGLER-PRANTL. $1^2$.
SCHNEIDER, ALBERT, A Textbook of general Lichenologie. 1897.
—, Chroolepus aureus a Lichen. Bull. Torrey bot. club. 1905. **32**, 431.
SBHRÖDER, BRUNO, Über Planktonepibionten. Biolog. Centralbl. 1914. **34**, 328.
SCHRÖTER, C. und KIRCHNER, O.. Die Vegetation des Bodensees. Bodenseeforschungen. 1896. **9**.
SCHULTZE, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. VI. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1879. **32**, 147. VIII. 1880. **33**, 1.
SCHWENDENER, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. NÄGELIs Beitr. z. wiss. Botanik. Heft 2 u. 4. 1860 u. 1868.
—, Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm. Basel 1869.
—, Die Flechten als Parasiten der Algen. Verh. d. Basler Naturf. Ges. 1873.
SERNANDER, R., Studier öfver lefvarnes biologi. I. Nitrofila lafvar. Svensk. bot. Tidsskrift. 1912. **6**, 803.
SETCHELL, W. A., Parasitic Florideae I. Univ. California Publ. Bot. 1914. **6**, 1.
SIRODOT, Balbiania investiens. Ann. sc. nat. bot. 1876. 6 sér. **3**, 146.
SMITH, A. L., and RAMSBOTTON, J., Is Pelvetia canaliculata a Lichen? (N. Phytologist. 1915. **14**, 295.
SOLMS-LAUBACH, H., GRAF ZU, Note sur le Janczewskia. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. 1877. **21**, 209.
STAHL, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Leipzig 1877.
STIASNY, G., Über die Bezeichnung der sogenannten „gelben Zellen" zu den koloniebildenden Radiolarien. Archiv f. Protistenkunde. 1910. **19**.
STURCH, H., H., Harveyella mirabilis. Ann. of Bot. 1899. **13**, 83.
SVEDELIUS, N., Über einen Fall von Symbiose zwischen Zoochlorellen und einer marinen Hydroide. Svensk botanisk Tidsskr. 1907. **1**, 32.
THIENEMANN, AUG., Die Bauten der Chironomidenlarven. Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. 1909. **3**.
THOMAS, N., Notes on Cephaleuros. Ann. of bot. 1913. **27**, 781.
THURET, G., Etudes phycologiques. Paris 1878.
TOBLER, FR., Zur Biologie der Epiphyten im Meer. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. **24**, 552.
—, Epiphyten der Laminarien. Biologisch-morphologische Studien. Botan. Jahrb. für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1909. **48**, 51.
—, Das physiolog. Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. **27**, 411.
—, Zur Ernährungsphysiologie der Flechten. Ebenda. 1911. **29**, 1.
—, Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911. **49**, 389.
—, Ein neues tropisches Phyllosiphon, seine Lebensweise und Entwicklung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1917. **58**, 1.
—, Biolog. Flechtenstudien. I. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 364.
—, SCHWENDENERs Flechtentheorie und die heutige Auffassung. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38**, 10.
TOBLER-WOLF, GERTRUD, Zur Biologie von Polysiphonia fastigiata. Beibl. z. bot. Zentralbl. 1909. **24**$^2$, 113.
TREBOUX, O., Die freilebende Alge und die Gonidie Cystococcos humicola in Bezug auf die Flechtensymbiose. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**, 69.
TRENDELENBURG, W., Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. Archiv f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt. 1909. S. 42.
TREUB, Lichenenkultur. Bot. Ztg. 1873. **31**, 720.
VAN TRIGT, H., A contribution to the physiology of the fresh-water sponges (Spongillidae). Diss. Leiden 1919.

VALIANTE, R., Sopra un Ectocarpea parassita della Cystoseira Opuntioides (Streblonemopsis irritans). Mitt. d. zool. Station Neapel. 1883, **4**, 489.
VOUK, V., Das Problem der pflanzlichen Symbiosen. Biologenkalender 1914.
WARÉN, HARRY, Reinkulturen von Flechtengonidien. Diss. Helsingfors 1920.
WARD, M. H., Structure, development and life-history of a tropical epiphyllous Lichen (Strigula complanata Fee). Transact. of the Linnean soc. of London 1884. Bot. 2. ser. Vol. 2. pt. 6. S. 87.
WEBER VAN BOSSE, A., Etudes sur les algues de l'archipel Malaisien. Ann. du jard. Bot. de Buitenzorg. 1890. **8**, 79.
—, Etude sur les algues parasites des Parasseux. Natuurk. Verh. d. holl. Maatschappig de Wetensch. 3de Verz. Deel 5. Stuck 1.
—, Etudes sur des algues de l'archipel Malaisien. II. Phytophysa Treubii. Ann. de Buitenzorg. 1890. **8**, 165.
—, Sur deux nouveaux cas de symbiose entre Algues et éponges. Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1910. 3e suppl. S. 587.
WELTNER, Spongillidenstudien II. Arch. f. Naturgesch. 1893. **1**.
WENT, T. A. F. C., Cephaleuros Coffeae, eine neue parasitäre Chroolepidee. Zentralbl. f. Bakt. 2. Abt. 1895. **5**. 681.
WESENBERG-LUND, Beiträge zur Kenntnis des Lebenszyklus der Zoochlorellen. Int. Revue f. d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie. 1909. **2**, 153.
WETTSTEIN, FR. V., Eine neue interessante Siphonee. Österreich. bot. Zeitschr. 1915. S. 145.
WHITTING, F. G., On Chlorocystis Sarcophyci — a new endophytic alga. MURRAYS Phycological Memoirs. **7**. 1893.
WILLE, N., Algologische Mitteilungen. II. Über eine neue endophytische Alge. Pringsh. Jahrb. 1887. **18**, 435.
—, Über die Gattung Gongrosira. Algologische Mitteilungen. VIII. Das. **18**, 484.
—, Conjugatae und Chlorophyceae. ENGLER-PRANTL natürl. Pflanzenfam. Nachtr. z. **1**, 2.
WILSON, H. L., Gracilariophila, a new parasite on Gracilaria confervoides. University of California Publikations Bot. 1910/1913. **4**, 75.
WINTER, F. W., Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über Peneroplis pertusus. Archiv f. Protistenkunde. 1907. **10**, 1.
ZOPF, W., Vergl. Untersuchungen über Flechten in Bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. Beih. z. bot. Zentralbl. 1903. **14**.

# Register.

Die mit Stern versehenen Seitenzahlen verweisen auf Abbildungen.

B.

**E.**

**F.**

**H.**

M.

## R.

**S.**

**T.**

## U.

# Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.

Bearbeitet von Prof. Dr. G. **Beck von Mannagetta und Lerchenau** (Prag), Dr. O. **Borge** (Stockholm), J. **Brunnthaler** † (Wien), Dr. R. **Grönblad** (Helsingfors), Dr. W. **Heering** † (Hamburg), Prof. Dr. R. **Kolkwitz** (Berlin-Steglitz), Dr. E. **Lemmermann** † (Bremen), Dr. J. **Lütkemüller** † (Baden bei Wien), W. **Mönkemeyer** (Leipzig), Prof. Dr. W. **Migula** (Eisenach), Dr. M. **von Minden** (Hamburg), Prof. Dr. A. **Pascher** (Prag), Dr. H. **Printz** (Drontheim), Prof. Dr. V. **Schiffner** (Wien), Prof. Dr. J. **Schiller** (Wien), Prof. Dr. A. J. **Schilling** (Darmstadt), H. **von Schönfeldt** (Eisenach), C. H. **Warnstorf** (Berlin-Friedenau), Prof. Dr. F. N. **Wille** (Christiania), Kustos Dr. A. **Zahlbruckner** (Wien).

Herausgegeben von Prof. Dr. **A. Pascher** (Prag).

*) Heft 1: **Flagellatae I.** (Farblose Flagellaten.) Allgemeiner Teil, von A. Pascher; *Pantostomatinae*, *Protomastiginae*, *Distomatinae*, von E. Lemmermann. Mit 252 Abbild. im Text. IV, 138 S. 1914 Gz. 3.50, geb. 5.—

*) Heft 2: **Flagellatae II.** *Chrysomonadinae*, *Cryptomonadinae*, *Eugleninae*, *Chloromonadinae und gefärbte Flagellaten unsicherer Stellung.* Von A. Pascher und E. Lemmermann. Mit 398 Abbildungen im Text. IV, 192 S. 1913 Gz. 5.—, geb. 6.50

*) Heft 3: **Dinoflagellatae (Peridineae)** (*Flagellatae III*). Von A. J. Schilling. Mit 69 Abbildungen im Text. IV, 66 S. 1913 Gz. 1.80, geb. 3.30

Heft 4: **Volvocales** (*Flagellatae IV*, *Chlorophyceae I*), mit dem allgemeinen Teile der *Chlorophyceae.* Von A. Pascher und H. Printz.

*) Heft 5: **Chlorophyceae II.** *Tetrasporales. Protococcales. Einzellige Gattungen unsicherer Stellung.* Bearbeitet von E. Lemmermann, J. Brunnthaler und A. Pascher. Mit 402 Abbildungen im Text. IV, 250 S. 1915 Gz. 6.40, geb. 8.—

*) Heft 6: **Chlorophyceae III.** *Ulothrichales*, *Mikrosporales*, *Oedogoniales.* Von W. Heering. Mit 385 Abb. im Text. IV, 250 S. 1914 Gz. 6.—, geb. 7.50

*) Heft 7: **Chlorophyceae IV.** *Siphonales*, *Siphonocladiales.* Von W. Heering †, Hamburg. Mit 94 Abbild. im Text. IV, 103 S. 1921 Gz. 2.50, geb. 4.—

Heft 8: **Desmidiaceae.** Von J. Lütkemüller und R. Grönblad.

*) Heft 9: **Zygnemales.** Von O. Borge und A. Pascher. Mit 89 Abbildungen im Text. IV, 51 S. 1913 Gz. 1.50, geb. 3.—

*) Heft 10: **Bacillariales (Diatomeae).** Von H. v. Schönfeldt. Mit 379 Abbildungen im Text. IV, 187 S. 1913 Gz. 4.—, geb. 5.50

Heft 11: **Heterokontae.** Von A. Pascher. — **Phaeophyceae.** Von A. Pascher. — **Rhodophyceae.** Von J. Schiller. — **Charales.** Von W. Migula.

Heft 12: **Schizophyceae.** Von F. N. Wille.

Heft 13: **Schizomycetes.** Von R. Kolkwitz. — **Fungi.** Von M. von Minden. — **Lichenes.** Von A. Zahlbruckner.

*) Heft 14: **Bryophyta** (*Sphagnales*, *Bryales*, *Hepaticae*). Von C. H. Warnstorf, W. Mönkemeyer, V. Schiffner. Mit 500 Abbildungen im Text. IV, 222 S. 1914 Gz. 5.60, geb. 7.—

Heft 15: **Pteridophyta, Anthophyta.** Von G. Beck v. Mannagetta.

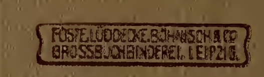
Heft 16: **Phytoplankton.** Von A. Pascher.

**Die mit *) versehenen Hefte sind erschienen. — Jedes Heft ist einzeln käuflich.**








FÜSTE, LÜDDECKE, BÖHNISCH & CO
GROSSBUCHBINDEREI, LEIPZIG.